РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ПЕРЕДАЧИ ИНФОРМАЦИИ

Д.Н. Лапшин

ЭХОЛОКАЦИОННАЯ СИСТЕМА БАБОЧЕК

МОСКВА · НАУКА · 2005

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
INSTITUTE FOR INFORMATION TRANSMISSION PROBLEMS

D.N. Lapshin

ECHOLOCATION SYSTEM OF NOCTURNAL MOTHS

MOSCOW · NAUKA · 2005

Ответственный редактор
доктор биологических наук *Н.А. ТАМАРИНА*

Рецензенты:
доктор биологических наук *Г.И. Рожкова*
доктор биологических наук *А.В. Латанов*

Эхолокационная система бабочек / Д.Н. Лапшин; отв. ред. Н.А. Тамарина; М.: Наука. 2005. 206 с.

Электронная версия:

Эхолокационная система бабочек / Д.Н. Лапшин; Москва. 2006. 126 с.

В монографии обобщены результаты исследования эхолокационной системы ночных чешуекрылых - совок (Noctuidae, Lepidoptera). Впервые получены доказательства способности бабочек к импульсной эхолокации, исследованы вопросы функционирования систем излучения зондирующих щелчков, восприятия эха и формирования пространственных характеристик локатора, рассмотрены аспекты акустического поведения насекомых с учётом влияния хищничества летучих мышей.

Для студентов, аспирантов и научных работников, специализирующихся в области физиологии сенсорных систем и экологии.

© Д.Н. Лапшин, 2005

Echolocation system of nocturnal moths / D.N. Lapshin; Ed by N.A. Tamarina; Moskow: Nauka, 2005. 206 p.

The monograph summarizes the research on the echolocation system of nocturnal moths – the noctuids (Noctuidae, Lepidoptera). For the first time the ability of moths to use the pulse echolocation was experimentally established. The aspects of the probing sound production, the perception of an echo and the spatial characteristics of the locator are examined. Also the influence of bat predation on the moth acoustic behavior is discussed.

The book is addressed to graduate students, undergraduates and researchers specializing in sensory physiology and ecology.

© D.N. Lapshin, 2005

ОГЛАВЛЕНИЕ

стр.
1. **Введение** ... **7**

2. **История открытия и изучения эхолокации у ночных чешуекрылых** ... **9**

3. **Эмиссия акустических сигналов представителями семейства Noctuidae** ... **14**
3.1. Характеристики акустической эмиссии ... 14
3.1.1. Спектральные характеристики щелчков ... 14
3.1.2. Диаграмма направленности акустического излучения ... 16
3.1.3. Связь акустической эмиссии с работой крылового аппарата 16
3.1.4. Динамика акустической эмиссии в лабораторных условиях ... 17
3.1.5. Акустическая активность совок в естественных условиях ... 18
3.2. Механизмы генерации и излучения щелчков ... 19
3.2.1. Морфология зон сцепления крыльев с телом ... 19
3.2.2. Опыты по акустической идентификации механизма генерации щелчков ... 20
3.2.3. Излучение акустических сигналов ... 21
3.3. Другие возможные механизмы генерации щелчков ... 22
3.4. Призвуки, сопровождающие полёт совок ... 23
3.5. Об эволюции механизма акустической эмиссии у совок ... 25
3.6. Заключение ... 25

4. **Слуховая система Noctuoidea** ... **26**
4.1 Морфологическая организация слуховой системы Noctuoidea ... 26
4.1.1. Тимпанальный орган ... 26
4.1.2. Проекции рецепторов тимпанального органа в ЦНС ... 28
4.1.3. Торакальные слуховые интернейроны ... 30
4.1.4. Связи слуховой и моторной систем ... 30
4.2. Акустико-физиологические характеристики слуховой системы в качестве воспринимающей части эхолокатора ... 31
4.3. Частотно-пороговые характеристики ... 32
4.3.1. Частотная характеристика тимпанального органа совок ... 32
4.3.2. Аудиограммы интактных бабочек ... 36
4.3.3. Наблюдение процессов частотных перестроек слуховой системы акустически активных совок ... 41
4.3.4. Электрофизиологический контроль процессов модификации частотной характеристики слуховой системы совок ... 43
4.3.5. Перестройки аудиограмм в высокочастотной части ультразвукового диапазона ... 45
4.3.6. Особенности спектральной чувствительности представителей других семейств Noctuoidea ... 48
4.4. Динамический диапазон слуховых сенсилл ... 49
4.5. Временное разрешение тимпанального органа ... 51
4.5.1. Время затухания свободных колебаний тимпанальной мембраны ... 51
4.5.2. Реакции рецептора A_1 на парные импульсы ... 53
4.5.3. Реакции рецептора A_1 на импульсы с убывающей амплитудой ... 54
4.5.4. Ответы слуховых интернейронов проторакального ганглия на парные щелчки ... 54

4.6. Возможные механизмы восприятия эха 56
4.7. Функции *B*-клетки 56
4.7.1. Активность рецепторов тимпанального органа совок на фоне деформации торакальных склеритов 57
4.7.2. Исследование активности *B*-клетки медведиц 59
4.7.3. Реакции рецепторов тимпанального органа медведиц на искусственно вызванный тимбальный щелчок 60
4.8. Диаграммы направленности слуховых органов совок 62
4.9. Интернейроны головных ганглиев 63
4.9.1. Реакции на звук интернейронов подглоточного ганглия 63
4.9.2. Активность интернейронов протоцеребрального ганглия 63
4.10. Влияние шумов полёта на слуховую систему бабочек 64
4.11. Заключение 66

5. Эхолокация 68
5.1. Предварительная оценка пространственных характеристик эхолокационной системы 68
5.1.1. Определение дальности действия 68
5.1.2. Разрешение в глубину пространства 69
5.1.3. Точность угловой локализации источника эха 70
5.2. Исследование способности бабочек воспринимать эхо 71
5.2.1. Спонтанная активность совок в условиях эксперимента 72
5.2.2. Вызванная модуляция параметров эмиссии эхолокационных сигналов 73
5.2.3. Стимуляция совок переизлучёнными собственными щелчками .77
5.2.4. Измерение эхолокационных порогов 78
5.2.5. Функция восстановления слуховой чувствительности совок после эмиссии собственного щелчка 79
5.2.6. Способность к восприятию эха представителями различных подсемейств совок 82
5.2.7. Реакции бабочек на эхо от реальной преграды 87
5.3. Способность совок ориентироваться в темноте 88
5.3.1. Ориентация совок среди уголковых отражателей 89
5.3.2. Влияние эмиссии ультразвуков на способность ориентироваться в пространстве 90
5.4. Исследование траекторий полета бабочек около модельных преград 93
5.4.1. Типы манёвров совок 95
5.4.2. Латентный период запуска моторной программы поворота 96
5.4.3. Связь между координатами встречных преград и манёврами насекомых 97
5.5. Анализ факторов, влиявших на распределение результатов поведенческих экспериментов 98
5.6. Заключение: эхолокация в системе пространственной ориентации совок 102

6. Связь зрительной и эхолокационной систем 104
6.1. Влияние зрительной информации на динамику эмиссии ультразвуков 104
6.2. Временные характеристики двигательных ответов бабочек на зрительные стимулы 108
6.3 Механизмы оценки причино-следственных связей между сигналами совок и внешними стимулами 110

7. Противостояние эхолокационных стратегий летучих мышей и ночных чешуекрылых 112
7.1. Обнаружение звуков, издаваемых другими животными 112
7.2. Снижение громкости зондирующих сигналов и общего времени акустического присутствия в воздухе 114
7.3. Смещение частотных спектров сигналов летучих мышей в область пониженной чувствительности слуховой системы жертв 115
7.4. Предупредительное акустическое поведение 115
7.5. Мимикрия 116
7.6. Постановка акустических помех 117
7.7. Имитация ложных целей 118
7.8. Модификация эхолокационных сигналов с целью искажения представления о свойствах их источника 119

8. Заключение 120

9. Библиография 121

Посвящается памяти Алексея Леонтьевича Бызова

1. ВВЕДЕНИЕ

Способность ориентироваться в пространстве - необходимое условие для реализации целенаправленных движений. Для дневных животных с активной локомоцией основным источником информации об окружающем мире, как правило, является зрение. Однако при переходе к ночному образу жизни возможности зрительного канала неизбежно снижаются. В этом случае в качестве дополнения к зрению или его замещения могут возникнуть и развиться системы, работа которых основана на других физических принципах, не связанных с использованием световой энергии. Один из примеров такого рода - зондирование окружающего пространства акустическими сигналами (эхолокация). Среди позвоночных эхолокация получила наибольшее развитие у представителей рукокрылых и китообразных.

В предлагаемой монографии приведены результаты исследований эхолокационной системы ночных бабочек - совок (Lepidoptera: Noctuidae). Эти насекомые способны к быстрому маневренному полёту среди растительности, поэтому вполне резонно ожидать у них развития систем, эффективных в условиях низкой освещённости. Совки могут излучать ультразвуковые сигналы и обладают развитым слухом, адаптированным к восприятию ультразвуков. Таким образом, существуют предпосылки для развития у этих насекомых эхолокации.

До выхода нашей первой работы, посвящённой эхолокационной тематике (Лапшин и др., 1993), было известно всего пять публикаций (Hinton, 1955; Roeder, Treat, 1957; Kay, 1969; Agee, 1971a; Горностаев, 1984), в которых в том или ином аспекте рассматривалась возможность эхолокации у ночных чешуекрылых (в основном у совок), однако среди них нет ни одной, содержащей экспериментальное подтверждение этой гипотезы. Основные усилия исследователей были направлены на изучение различных аспектов защитного поведения насекомых.

Эхолокатор биологического объекта является сенсорной системой. В общем плане сенсорные системы воспринимают и анализируют информацию о действии различных типов сигналов, производимых или отражаемых внешними объектами. Методы сбора информации можно подразделить на активные и пассивные в зависимости от того, является ли та или иная сенсорная система источником тестирующих сигналов или она воспринимает сигналы от других объектов. В рамках этой классификации зрение и обоняние являются пассивными системами, в то время как эхолокация или ощупывание предметов, например, антеннами насекомых, представляют собой активные методы получения информации. Оба типа имеют свои преимущества и недостатки. Главное преимущество активных систем - малая зависимость от внешних условий (например, освещённости), главный недостаток - животное тестирующими сигналами обнаруживает себя перед хищниками или потенциальными жертвами.

Совки могут использовать слух как при защитном поведении, когда необходимо скрыться от хищников - летучих мышей, так и при собственной эхолокации. В свою очередь, летучие мыши обнаруживают бабочек либо с помощью собственной активной эхолокации, либо ориентируясь на шумы полёта насекомых или их эхолокационные щелчки. Закономерности акустического противостояния летучих мышей и их потенциальных жертв - совок - можно рассматривать в рамках обобщенной стратегии "эхолокационного противодействия" в системе "хищник - жертва". Насколько можно судить по литературе, это первая известная пара такого рода, в которой оба объекта пользуются эхолокацией.

В процессе совместной эволюции хищников и их потенциальных жертв характеристики сенсорных систем обеих групп животных могут существенно модифицироваться. В частности, оптимальность эхолокационной системы в таком случае будет определяться как компромиссное

© Д.Н. Лапшин, 2005

решение между "потребностями" животных при их ориентации в полёте и реальными физическими, физиологическими и экологическими ограничениями. Анализ полученных данных и их сопоставление с лимитирующими факторами позволил нам определить значения основных параметров эхолокатора совок и, следовательно, обосновать роль эхолокации в системе пространственной ориентации этих насекомых. Но на сегодняшний день эту работу нельзя считать законченной - слишком много осталось нерешённых вопросов, как правило, выходящих за рамки непосредственно эхолокационной тематики, хотя и связанных с ней логикой научного поиска.

В трудное для Российской науки время (в начале 1990-х годов) наши исследования поддержал М.А. Каверин. Впоследствии работа финансировалась Российским фондом фундаментальных исследований (проекты РФФИ № 94-04-13166 (1994-1995 гг.), 96-04-50881 (1996-1998 гг.), 99-04-99309 (1999 г.) и 02-04-48256 (2002-2004 гг.)). Во многом благодаря этой поддержке удалось провести изучение нового, до недавнего времени неизвестного науке явления - эхолокации у беспозвоночных животных.

Экспериментальные данные со временем устаревают, их интерпретация может существенно измениться под влиянием новых фактов или идей, но память об истории исследований останется, как и моя благодарность к коллегам и друзьям, которые принимали непосредственное участие в работе и всячески способствовали её продвижению.

2. ИСТОРИЯ ОТКРЫТИЯ И ИЗУЧЕНИЯ ЭХОЛОКАЦИИ У НОЧНЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

В начале 1955 года на очередном заседании Королевского Лондонского энтомологического общества доктором Генри Хинтоном был сделан доклад на тему "Органы звукоизлучения у чешуекрылых" (H. Hinton: "Sound producing organs in the Lepidoptera"). Докладчик обратил внимание аудитории на наличие у некоторых ночных бабочек как звукоизлучающего механизма, так и развитой слуховой системы, и высказал предположение, что эти насекомые используют эхолокацию для избегания препятствий. **В докладе Хинтона и последовавшей после него дискуссии впервые в истории науки обсуждалась возможность эхолокации у чешуекрылых (Hinton, 1955).**

В 1957 г. Кеннет Редер и Эшер Трит (Kenneth D. Roeder and Asher E. Treat) обнаружили способность летящих совок *Prodenia eridania* Cramer (Noctuidae) к эмиссии коротких ультразвуковых щелчков. Эти сигналы возникали синхронно с маховыми движениями. Так как ноктуиды также обладают слуховой системой, адаптированной к восприятию ультра- звуков, авторы высказали предположение, что эти бабочки способны к эхолокации (Roeder, Treat, 1957).

В дальнейшем возможность эхолокации у совок обсуждалась Робертом Кеем (Kay, 1969) и Г. Эйджи (Agee, 1971a). Убеждение, что ночные бабочки способны к активной эхолокации, высказал также известный энтомолог Г.Н. Горностаев (1984): "Принято считать, что тимпанальные органы бабочек служат для перехвата ультразвуковых импульсов охотящейся летучей мыши. Однако едва ли эта их роль является основной, а тем более единственной. На наш взгляд, бабочки, летающие в самое темное время суток, должны иметь, подобно летучим мышам, эхолокационную систему, в которой тимпанальные органы могли бы выполнять функцию приемников отраженных сигналов".

На начальном этапе изучения слуха у бабочек надсемейства Noctuoidea исследователи считали, что их тимпанальные органы служат единственной цели - обнаружению ультразвуковых криков летучих мышей (Roeder, 1967a; Roeder, 1974; Surlykke, 1984). Работы по экспериментальному исследованию эхолокации у насекомых не проводились. В то же время, при обнаружении фактов, которые трудно было интерпретировать в рамках защитной функции слуха чешуекрылых, им давались не всегда правдоподобные объяснения. Примером может служить обсуждение результатов измерения частотно-пороговых характеристик совок, обитающих на Фарерских островах, где не водятся летучие мыши. Несмотря на длительную изоляцию от хищников (с начала последнего оледенения, то есть в течение 20÷200 тыс. лет) слух у островных насекомых оказался нисколько не хуже, чем у совок, обитающих на континенте. "...Это было сюрпризом, так как ожидалось, что при отсутствии давления со стороны летучих мышей произойдет редукция тимпанальных органов или, по крайней мере, уменьшение их чувствительности..." (Surlykke, 1986). Анна-Мари Сюрликк объяснила свои данные высокой консервативностью слуховой системы насекомых при отсутствии давления отбора. Она также высказала гипотезу (по-видимому, в силу очевидной необходимости), что слуховая система совок может выполнять и другие функции, помимо защитных. Но не со всеми предположениями Сюрликк можно согласиться. В частности, при отсутствии стабилизирующего отбора следовало бы в первую очередь ожидать расширения границ индивидуальной изменчивости, а не падения чувствительности слуховой системы. Однако из приведенных в работе частотно-пороговых графиков островных бабочек видно, что разброс данных не превышает обычных значений, свойственных континентальным видам (например, по сравнению с результатами Agee (1967), Р.Д. Жантиева и М.В. Фёдоровой (1988)).

Джеймс Фуллард (Fullard, 1988) дал другое, по его мнению, более вероятное объяснение результатов с островными совками: бабочки с материка могли быть занесены на острова

© Д.Н. Лапшин, 2005

сильным ветром, т.к. по мнению Фулларда расстояние от островов до материка недостаточно большое для обеспечения географической изоляции островных видов (330 км до Англии, 600 км до Скандинавии и 450 км до Исландии).

Действительно, известны случаи межконтинентального переноса насекомых потоками воздуха. Однако для поддержания стабильности параметров слуха у островных совок требуется регулярный приток жизнеспособных экземпляров с материка, причем в больших количествах, так как Сюрликк работала с массовыми видами. Ветровые потоки подходящей силы и направления должны быть приурочены во времени к периоду спаривания и откладки яиц четырех исследованных видов совок, летящих на островах в июле - начале августа, т.е. в период сравнительно спокойной атмосферы над Атлантикой (Атлас океанов, 1977). Следовательно, гипотеза Фулларда требует совместного осуществления нескольких маловероятных событий, т.е. сама по себе крайне маловероятна в своей реализации.

Основная трудность, по-видимому, мешавшая большинству биологов принять идею эхолокации у бабочек была связана с представлением, что слуховая система этих насекомых в принципе не может разделить прямой и отражённый сигнал - ответ на эхо будет "теряться" на фоне сильной реакции слуховых рецепторов на собственный щелчок. Между тем, если конструкторам импульсных радиолокаторов предложить разработать действующее моноблочное устройство таким образом, чтобы его приёмник реагировал как на прямой зондирующий импульс, так и на отражённый сигнал, они откажутся выполнять столь нелепое требование и будут правы. **В импульсных локаторах с помощью специальных средств обязательно подавляется работа приёмника на время, пока не закончится излучение зондирующего сигнала - это общее правило для систем такого типа.** Поэтому, обсуждая возможность эхолокации у бабочек и учитывая импульсный характер сигналов этих насекомых, не следовало в принципе ставить вопрос о способности слуховой системы разделять прямой и отражённый сигналы на уровне выходных реакций рецепторов. Основной вопрос следовало формулировать иначе: способны ли слуховые рецепторы совок не реагировать на сильные стимулы, в том числе, на генерируемые бабочками собственные акустические щелчки?

В такой формулировке исследование способности совок к эхолокации становится вполне перспективным, поскольку фактов, указывающих на возможность подавления реакций слуховых рецепторов на сильные стимулы известно довольно много. Еще в шестидесятые годы Матюшкин (1969) описал эффект подавления ответов в слуховой системе летучих мышей. Незадолго до этого О.Б. Ильинский (1966) показал, что сильное механическое воздействие приводит к гиперполяризации рецепторной мембраны клетки Пачини. Эффекты подавления ответов рецепторов на громкие звуки описаны у совок и медведиц Франком Коро с соавт. (Coro, Alonso, 1989), у кузнечиков - Р.Д. Жантиевым и О.С. Корсуновской (1997).

На начальных этапах можно было упростить исходную задачу: достаточно было определить способность бабочек воспринимать сигналы, сходные с эхом от их собственных щелчков, до поры не углубляясь в рассмотрение возможных физиологических механизмов, обеспечивающих такое восприятие. Именно с первых наших экспериментов в 1989 г., направленных на решение этого вопроса, началась история экспериментального изучения эхолокации у совок (Лапшин и др., 1993). В этих опытах совкам в ответ на их собственные щелчки предъявляли эхоподобные сигналы (использовалась так называемая ретрансляционная методика). Специфика экспериментов с ретрансляцией заключалась в том, что моменты стимуляции определялись акустической эмиссией самой бабочки, то есть это была своеобразная форма самостимуляции: между бабочкой и стимулирующей аппаратурой осуществлялся акустический "диалог", ведущая роль в котором принадлежала подопытному насекомому.

В первой серии этих опытов были зарегистрированы двигательные реакции совок в ответ на ретрансляцию им эхоподобных стимулов, тем самым определена перспективность дальнейшего изучения способности бабочек к эхолокации (Лапшин и др., 1993).

Реальная история открытия и изучения эхолокации у совок лишь частично согласуется с логикой научного поиска. Причин тому много и основная из них - сочетание скептицизма и необходимости убедиться, что начатое дело имеет смысл развивать дальше. Даже после получения первых реакций совок на ретранслированные сигналы, эта тема пролежала без движения ещё два года - настолько велико было общее недоверие к идее эхолокации у насекомых. И лишь в 1991 г., имея цель окончательно решить вопрос о рациональности дальнейших поисков, мы провели опыты, направленные на оценку способности совок ориентироваться в темноте с помощью эхолокации.

При планировании этих экспериментов нам пришлось решать целый комплекс взаимно противоречивых задач. Первый и, может быть, наиболее сложный вопрос - как разделить формы ориентации, основанные на эхолокационной и зрительной информации? Если бабочкам замазать глаза какой-нибудь краской, то они перестают летать, а если опыты проводить в темноте, то как регистрировать поведение насекомого? Заметим, что у совок уже давно подозревают способность воспринимать инфракрасное излучение (Kay, 1969) и, хотя эта гипотеза пока ещё не подкреплена фактами, мы предпочитали не использовать в экспериментах телевизионные системы с активной инфракрасной подсветкой.

Во-вторых, бабочки во время полёта сильно возмущают воздушную среду. Рядом с летящим насекомым и за ним от каждого взмаха образуются воздушные вихри (Бродский, 1988). Предметы, попадающие в зону этих вихрей, неминуемо будут искажать воздушные потоки, а такие изменения бабочка в принципе может почувствовать с помощью многочисленных механорецепторов, расположенных на её крыльях (Yack, 1992).

И, наконец, при постановке опытов желательно было бы иметь какую-то априорную информацию о параметрах гипотетической эхолокационной системы, т.к. экспериментальные установки, основанные на расчётной дальности действия 10 см или 2 м, могут быть конструктивно совершенно разными.

Наши первые исследования эхолокационных возможностей совок были проведены на так называемой карусельной установке (см. раздел 5.3., рис.62, 63). В этих опытах насекомые летали на тонкой и гибкой проволоке среди модельных преград, имевших разные коэффициенты акустического отражения. Ожидалось, что в темноте лоцирующая бабочка будет лучше чувствовать предметы с высоким коэффициентом отражения и, соответственно, реже с ними сталкиваться. При выборе геометрических размеров конструкции установки за основу была взята минимальная оценка дальности действия эхолокатора совок (10 см), полученная Редером и Тритом (Roeder, Treat, 1957). Этот выбор определялся тем соображением, что, каким бы ни был реальный радиус эхолокационной чувствительности, бабочка должна воспринимать эхо от близких предметов, поскольку именно они создают реальную угрозу столкновения.

Эксперименты на карусельной установке были проведены на биостанции в Чашникове в течение двух рабочих сезонов (1991 и 1992 гг.). Первая же бабочка (*Autographa pulchrina* Haworth.) продемонстрировала контрастный результат в пользу эхолокационной гипотезы. **В ходе дальнейших опытов нами было показано, что совки действительно могут избегать в темноте столкновений с препятствиями, но только на фоне эмиссии щелчков (Лапшин и др., 1993).**

В следующий сезон в сходных экспериментальных условиях была обнаружена особая зона в передней полусфере перед лоцирующей бабочкой - "мертвая зона", внутри которой наблюдалось резкое снижение вероятности манёвров подопытных насекомых после восприятия эха от шаровых преград. Другими словами, реакции подопытных совок зависели от относительных координат встречных предметов (Лапшин, 1995).

В ходе этих исследований выяснилось, что карусельная методика имеет недостатки, ограничивающие возможность постановки новых задач. Во-первых, чем выше у бабочки эхолокационная чувствительность, тем реже она касается преград вообще - по этой причине для отдельного насекомого становится проблематичным получение достоверных различий в числе касаний о разнотипные преграды; во-вторых, для измерения количественных характеристик

эхолокационной системы крайне желательно было бы иметь возможность предъявлять насекомым нормированные по физическим параметрам стимулы, в том числе сходные с эхом от преград. Однако из-за неопределённости положения бабочки в пространстве это условие невозможно реализовать. Появилась потребность в разработке иного метода, позволяющего исследовать индивидуальные способности насекомых к восприятию эхолокационных стимулов с нормированными параметрами.

Для решения измерительных задач нами был использован метод ретрансляции бабочке эхоподобных стимулов (Лапшин, Воронцов, 2000а; 2003; 2005; Воронцов, Лапшин, 2002). По аналогии с традиционными представлениями, основанными на результатах изучения эхолокации у летучих мышей, ожидаемой реакцией лоцирующей бабочки на эхо должен был быть её двигательный ответ - рывок в сторону от источника эха. На первых этапах изучения реакций совок на эхоподобные сигналы за основу нами также были взяты двигательные ответы, однако, несмотря на несколько удачных опытов, довольно быстро стала очевидной бесперспективность подобного подхода из-за высокой спонтанной двигательной активности бабочек и изменчивости характера их реакций. Параллельно в ходе этих же опытов было обнаружено, что в ответ на ретрансляцию эхоподобных сигналов подопытные совки начинают чаще издавать щелчки. Такие изменения акустической активности легко могли быть зарегистрированы и поэтому значительно лучше подходили в качестве признака реакции насекомого на стимул (Лапшин, Воронцов, 2000а).

Важнейшая характеристика эхолокатора - функция восстановления чувствительности воспринимающей системы после излучения зондирующего импульса. Её исследование базируется на методиках, позволяющих определять индивидуальные эхолокационные пороги с погрешностью порядка 2 дБ. Подобная точность акустических измерений возможна только при взаимной фиксации в пространстве излучателя стимулов и объекта исследования. В этом смысле ретрансляционная методика, включающая идею так называемого *закреплённого полёта*, на сегодняшний день находится вне конкуренции по отношению к другим способам определения слуховых порогов летящих насекомых.

Изучение процесса восстановления чувствительности слуховой системы совок после эмиссии щелчка показало, что эхолокатор бабочек адаптирован к восприятию отражений от препятствий, находящихся в ближней зоне, в пределах 6-16 см от насекомого. В этом диапазоне локационная система имеет высокий запас по чувствительности, необходимый для обнаружения предметов, слабо отражающих в направлении прихода акустической волны.

Как потом оказалось, при помощи ретрансляционного метода можно решать задачи, выходящие за рамки эхолокационной проблематики. Например, использование модификации метода, когда в ответ на собственную эмиссию бабочке предъявляли не импульсные сигналы, а тональные звуковые посылки, позволило открыть у совок эффект быстрых частотных перестроек слуховой системы (Воронцов, Лапшин, 2002). В этих опытах было показано, что представления о слухе ночных чешуекрылых, основанные на результатах только электрофизиологических экспериментов, имеют мало общего с реальностью.

Собственно, признаки несоответствия "поведенческих" и "электрофизиологических" данных проявились ещё на ранних этапах изучения эхолокации, когда были получены и проанализированы первые результаты тестирования совок в карусельных установках (Лапшин и др., 1993; Лапшин, 1995). Математическое моделирование статистики столкновений бабочек с преградами давало неплохое соответствие с экспериментом, но только при расчётной чувствительности слуховой системы на 10÷16 дБ (в 3÷6 раз) более высокой, чем это следовало из данных электрофизиологических опытов. Такое несоответствие послужило сильным "двигателем" при разработке новых поведенческих методик. Эта работа шла параллельно с изучением эхолокационной системы и помимо разрешения текущих противоречий позволила иначе взглянуть на проблему акустического взаимодействия ночных чешуекрылых и летучих мышей.

Другое направление нашей работы - исследование механизма звукоизлучения совок - также развивалось параллельно основной тематике. Трудности на этом пути в основном были связаны с полной неизученностью вопроса и, как позже выяснилось, существованием у совок двух типов механизмов генерации высокочастотных звуков.

Никаких уже готовых методических разработок для исследования эхолокационной системы насекомых не существовало, поэтому использованные нами методы, как правило, были оригинальными, специально разработанными для решения частных эксперименталь- ных задач.

Любой предмет или явление можно эффективно изучать только на базе уже имеющейся о нем информации. Если же априорные сведения отсутствуют, в ход идут произвольные суждения, как правило, основанные на аналогиях, причем основная опасность таких аналогий - в их правдоподобности. Накопленный к началу девяностых годов опыт изучения эхолокации у рукокрылых, с одной стороны, помогал нам разобраться в проблеме, но, с другой - наоборот, мешал, создав у нас самих и ученого общества систему представлений, в той или иной степени справедливых по отношению к летучим мышам, но, как потом оказалось, неуместных при интерпретации данных, полученных на насекомых.

Смена исходных парадигм и формирование фактологической базы заняли пятнадцать лет. Предлагаемая книга подводит итог проделанной работе. По убеждению автора, эхолокация чешуекрылых, как направление научного поиска находится ещё в самом начале своего пути и дальнейшие исследования в этой области будут связаны, помимо детализации уже сформулированных гипотез, с существенным пересмотром сложившихся представлений в области биоакустики насекомых.

3. ЭМИССИЯ АКУСТИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЯМИ СЕМЕЙСТВА NOCTUIDAE

Тот факт, что ночные бабочки слышат звуки и могут сами их издавать, был известен давно. Отечественный энтомолог Н. Кузнецов (1915) одну из глав своей книги посвятил описанию органов звукоизлучения у чешуекрылых. Однако способность ночных бабочек - совок (Noctuidae) издавать ультразвуковые щелчки в полёте была обнаружена значительно позднее Редером и Тритом (Roeder, Treat, 1957). По их наблюдениям акустические импульсы у исследованных ими экземпляров *P. eridania* возникали синхронно с маховыми движениями крыльев. Позже Кей (Kay, 1969) предположил, что генераторы акустических импульсов совок относится к тимбальному типу и, по аналогии с тимбалами медведиц (Arctiidae), расположены на метэпистернах. Однако Эйджи на основании наблюдений в стробоскоп за летящими бабочками пришел к выводу, что щелчки либо возникают у совок при взаимном ударе крыльев в верхней точке, либо являются артефактом опыта (Agee, 1971a).

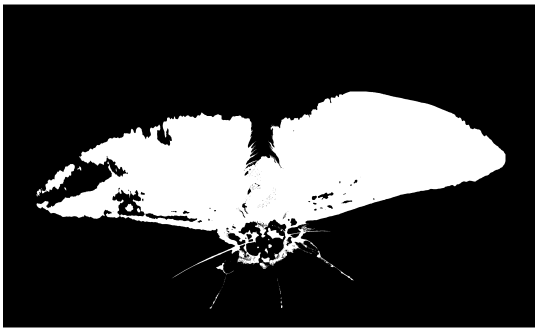


Рис.1. Совка, освещённая импульсной лампой в момент регистрации эхолокационного щелчка.

Регистрация звуковых импульсов одновременно с акустическими низкочастотными колебаниями, вызванными движением крыльев, показала, что эмиссия щелчков может осуществляться в двух точках цикла взмаха. Чтобы уточнить положение крыльев в моменты появления импульсов, мы проводили опыты с синхронным фотографированием бабочек в моменты регистрации щелчков. Анализ полученных фотоснимков показал, что щелчки у совок чаще всего возникают при положении крыльев близком к горизонтальному (см. рис.1), причём крылья на момент эмиссии могут двигаться как вверх, так и вниз (Жантиев и др., 1993). Эти факты противоречат модели механизма генерации, предложенной Эйджи.

Известно, что отдельные виды совок используют звуковые сигналы при внутривидовой коммуникации, например, бабочки *Pseudoips fagana* F. имеют тимбальный механизм на брюшном сегменте (Skals et al., 1996). Самцы *Thecophora fovea* Tr. стридулируют при помощи специализированных структур на первом членике задних лапок и задних крыльев (Surlykke, Gogala, 1986). Каждый из частных механизмов звукоизлучения характеризуется половым диморфизмом в акустическом поведении бабочек (издают звуки только самцы). Кроме того, уровень звукового давления при эмиссии в обоих случаях на 1÷2 порядка выше по сравнению с амплитудой щелчков, которые регистрировали Кей и Жантиев с соавторами.

Спектральные характеристики этих щелчков не зависят от пола и возраста бабочек, не удалось также выявить какой-либо видоспецифичности в параметрах сигналов. **Таким образом, пока нет оснований полагать, что короткие акустические импульсы, издаваемые большинством видов совок, являются коммуникационными. Поиски более "общего" для совок механизма генерации щелчков долгое время не давали положительных результатов.**

3.1. Характеристики акустической эмиссии

3.1.1. Спектральные характеристики щелчков

Для импульсных сигналов совок характерны резкие фронты нарастания амплитуды, общая длительность щелчков составляет от 20 до 200 мкс. Их форма может существенно варьировать даже в ходе одного опыта, соответственно таким же непостоянством отличаются спектры сигналов (см. рис.2 и рис.3, *а*). Сравнительный анализ спектральных характеристик щелчков совок *Amphipyra perflua* F. позволил выделить в диапазоне 1-100 кГц как минимум четыре узкополосные составляющие (см. рис.2, *а-г*), присутствующие на индивидуальных спектрах в разных амплитудных

© Д.Н. Лапшин, 2005

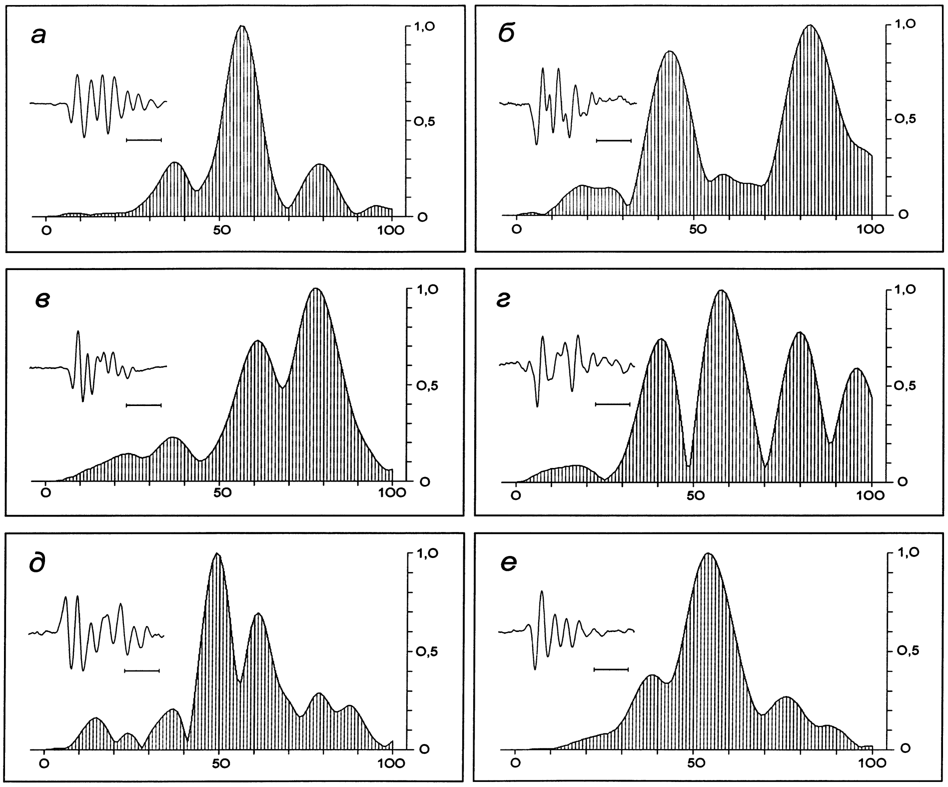


Рис.2. Осциллограммы и спектры акустических сигналов совок *A. perflua*: ***а-д*** – щелчки, зарегистрированные в условиях закрепленного полёта; ***е*** - акустический импульс, возникший при разрыве зон зацепления крыла с телом бабочки. Осциллограммы: масштаб времени – 50 мкс; спектры: по горизонтальным осям - частота в кГц, по вертикальным – амплитуда гармонических составляющих в линейном масштабе относ.ед.. Для более контрастного выделения отдельных частотных компонентов в иллюстрации использованы спектры сигналов длительностью более 100 мкс.

соотношениях. Иногда в спектрах наблюдалась "тонкая структура", т.е. разделение пиков на ещё более узкие компоненты (см. рис.2, *д*).

Экстраполяция спектральных графиков в область выше 100 кГц указывает, что существенная часть энергии щелчков сосредоточена в высокочастотной части ультразвукового диапазона, за пределами границы измерений. В пределах 100-150 кГц можно регистрировать звуки 1/4" конденсаторным микрофоном (например, B&K 4135), используя для коррекции получаемых данных калибровочные графики, однако работа на ещё более высоких частотах уже требует существенной модернизации регистрирующего оборудования.

В то же время, некоторая часть спектральных составляющих щелчков совок попадает в диапазон частот, доступный человеческому слуху (см. рис.3, *а*). Автор неоднократно слышал эти звуки от близко пролетавших бабочек. По субъективному восприятию щелчки сходны с тихим потрескиванием разрядов статического электричества.

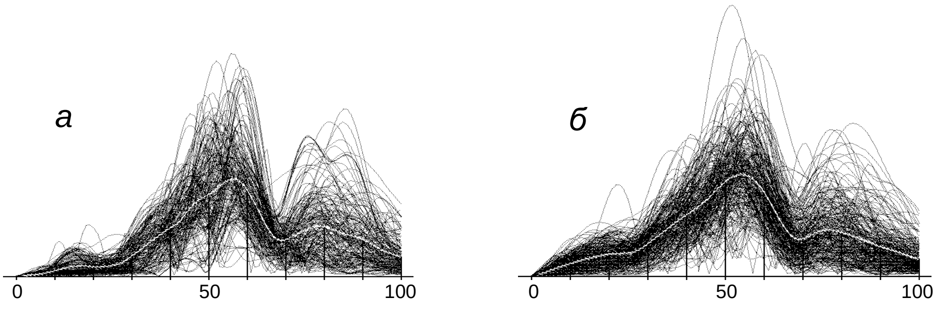


Рис.3. Изменчивость спектральных характеристик естественных (***а***) и искусственно вызванных (***б***) акустических импульсов, нормированных по пиковой амплитуде. Каждый рисунок построен последовательным наложением двухсот спектров щелчков. По горизонтальным осям - частота в кГц, по вертикальным осям – относительная амплитуда гармонических составляющих. Белые линии на фоне спектров - графики средних значений - "усредненные спектры".

3.1.2 Диаграмма направленности акустического излучения

Интенсивность сигналов на различных ракурсах относительно бабочки была исследована Кеем при помощи микрофона, расположенного в 1.5 см от тела совки в направлении основных координатных осей (Kay,1969). Наиболее интенсивные сигналы были зарегистрированы с дорсальной стороны. Как правило, уровни сигналов справа и слева имели близкие значения, но у некоторых бабочек амплитуда щелчков с одной стороны преобладала.

Наши собственные измерения дирекциональных характеристик акустического излучения совок

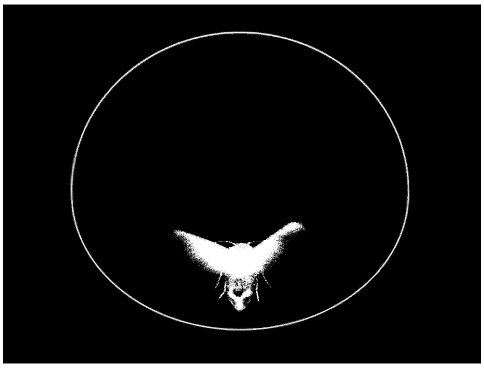


Рис.4. Дирекциональная характеристика акустического излучения совок (по материалам Kay, 1969).

показали максимум с дорсальной стороны и минимумы в ростральном и каудальном направлениях. Какой-либо существенной неравномерности диаграммы излучения в промежуточных направлениях выявлено не было. Эти результаты согласуются с данными Кея. Примерный вид пространственной диаграммы излучения совок напоминает сферу; бабочка расположена не в центре этой сферы, а несколько ниже (см. рис.4).

3.1.3 Связь акустической эмиссии с работой крылового аппарата

На начальных этапах изучения акустической эмиссии совок нами было показано, что положение крыльев бабочек в моменты эмиссии щелчков близко к горизонтальному (Жантиев и др., 1993). В продолжение этих экспериментов для определения возможных вариаций фазы взмаха, приуроченной к эмиссии щелчков, бабочек освещали стробоскопом, вспышки которого были синхронизированы с моментами генерации собственных сигналов насекомых (Лапшин, Воронцов, 2000б). Выяснилось, что совки способны издавать звуки в разных фазах взмаха, включая положение крыльев в верхней точке, но наиболее часто - при положении крыльев близком к горизонтальному.

В одном из наших опытов было обнаружено явление, которое, вероятно, поможет объяснить результаты Эйджи. Одна из бабочек щёлкала при горизонтальном положении крыльев, однако достаточно было направить свет стробоскопа на голову насекомого, как фаза взмаха в моменты эмиссии резко менялась - бабочка начинала щёлкать при верхнем положении крыльев. Одновременно амплитуда сигналов возрастала на 6÷10 дБ. При сдвиге светового пятна от головы к периферии крыльев режим эмиссии возвращался к исходному. Несколько повторов этой операции дали один и тот же эффект. У двух других экземпляров совок синхронные с их щелчками вспышки стробоскопа вызвали заметные отклонение в динамике излучения ультразвуков - учащение и резкое снижение стабильности фазы взмаха при эмиссии. Однако в этих случаях изменения не исчезли после снятия стробоскопического освещения. Стимуляция бабочек вспышками света, не связанными во времени с их собственными щелчками, не вызывала у насекомых никакой заметной реакции. **Из этих опытов следует, что на акустическое поведение совок могут оказывать существенное влияние зрительные стимулы, синхронизированные с собственной эмиссией насекомых.**

Наши наблюдения позволяют объяснить результаты Эйджи (Agee, 1971a) как артефакт, возникавший вследствие применения пульсирующего освещения, синхронного с акустической активностью насекомого. Для уменьшения влияния вспышек света на получаемые результаты использование стробоскопа в последующих экспериментах было ограничено, особенно при регистрации осциллограмм щелчков и измерении их амплитуды. Повторно вопрос влияния световых стимулов на акустическую эмиссию совок был рассмотрен через пять лет в контексте взаимодействия зрительной и эхолокационной систем. Результаты этих исследований приведены в 6 разделе.

3.1.4. Динамика акустической эмиссии в лабораторных условиях

С точки зрения эффективности работы эхолокационной системы период повторения зондирующих сигналов является одним из основных параметров, так как им определяется темп обновления пространственной информации. С учётом этого обстоятельства нами было проведено более детальное исследование динамики спонтанной акустической эмиссии совок.

Статистический анализ записей акустической активности бабочек, полученных в опытах с "карусельной" установкой (см. разделы 5.3. и 5.4.), показал преобладание значений интервалов между щелчками, близких периоду взмахов (см. рис.5, *а*; рис.6, *а*). Следует отметить, что эти опыты проводили в полной темноте. Бабочки в основном щёлкали короткими сериями, состоявшими из 2÷5 импульсов, разделенных большими (>10Тв) интервалами (период взмахов Тв подопытных совок *A. perflua* варьировал в пределах 27÷33 мс).

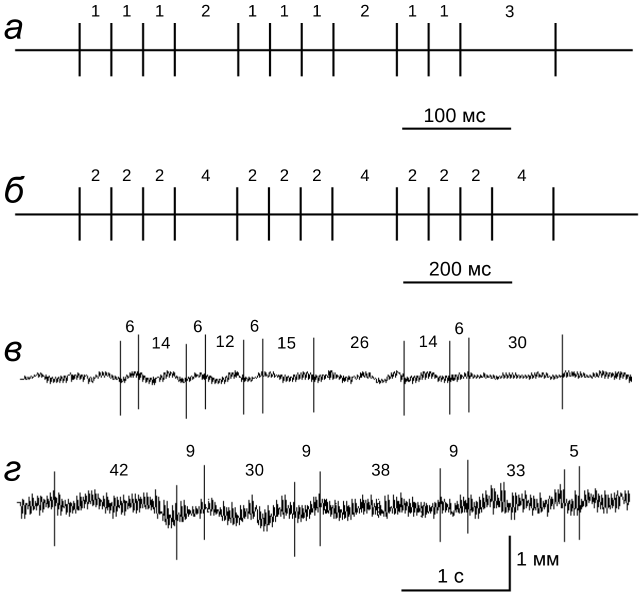
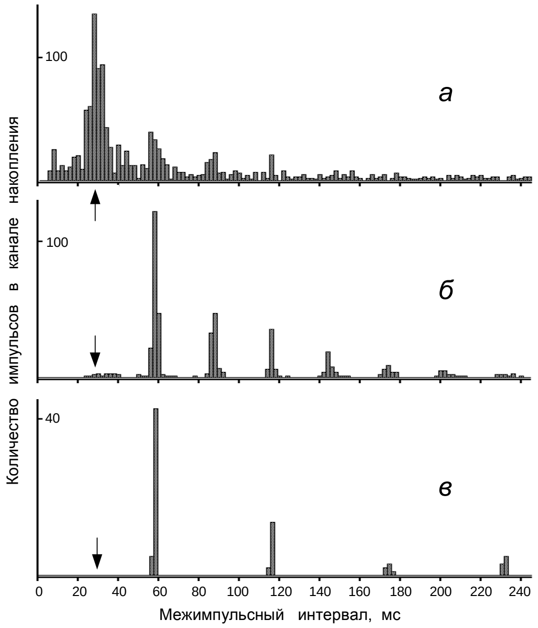


Рис.5. Примеры серий щелчков совок *A. perflua*: ***а*** - в условиях частично ограниченного полёта в "карусельной" установке; ***б, в, г*** - в закрепленном полёте. Щелчки условно изображены вертикальными линиями, рядом с которыми цифрами указана степень кратности интервалов между щелчками периодам взмаха. Непрерывные линии на осциллограммах (***в, г***) отражают смещение бабочек в горизонтальной плоскости, их быстрые колебания соответствуют отдельным взмахам крыльев насекомых.

Из осциллограммы серии щелчков, приведенной в работе Редера и Трита (1957) было видно, что подопытная бабочка также щёлкала на каждый взмах крыльями. Аналогичные примеры приведены и в других работах (Agee, 1971a; Жантиев и др., 1993), однако в наших более поздних исследованиях было показано, что темп эмиссии "один щелчок на взмах" не является обязательным и даже основным (Лапшин, 1996; Лапшин, Воронцов, 2000б). В условиях закреплённого полёта для исследованных нами видов (*A. perflua, Amphipyra pyramidea* L., *Enargia paleacea* Esp. и *Blepharita satura* Schiff.) была более характерна эмиссия щелчков с интервалами, кратными периоду взмаха (см. рис.5, *б*; рис.6, *б, в*). "Кратное деление" проявляется, по-видимому, при наличии освещения, так как в опытах с "карусельными" установками, которые проводили в темноте (Лапшин и др., 1993; Лапшин, 1995), этот эффект был выражен слабо (см. рис.6, *а*). Особое значение, на наш взгляд, имеют примеры кратности интервалов между щелчками удвоенному периоду взмахов (2Тв) (см. рис.5, *б*; рис.6, *в*), а также способность совок генерировать пары щелчков со стабильными интервалами (см. рис.5, *в, г*). **Возможность реализации таких временных режимов предполагает наличие в ЦНС, как минимум, двухуровневой системы управления ритмом эмиссии.**

Стабильность кратных режимов генерации функционально проще обеспечить, если на нейронный пейсмекер, управляющий акустической эмиссией, поступает информация о предшествовавшем щелчке в качестве начала отсчета очередного межимпульсного интервала. Обнаружение последовательностей щелчков совок с повторяющимся ритмическим рисунком, примеры которых показаны на рис.5, *а, б*, навело нас на мысль, что в сигналах этих бабочек может быть закодирована видоспецифическая информация. Для проверки этой гипотезы была использована специальная программа, которая позволяла выделять повторяющиеся фрагменты в последовательности щелчков. Однако никакой статистически значимой закономерности в



чередовании интервалов той или иной длительности обнаружить не удалось. Были выявлены только искусственно сгенерированные группы, введенные в исследуемый массив данных для контроля работы анализирующей программы.

Рис.6. Гистограммы распределения интервалов между акустическими щелчками совок *A. perflua*: ***а*** – регистрации в условиях частично ограни-ченного полёта (сумма по 10 опытам, общее число интервалов - 1800); ***б, в*** - примеры гистограмм спонтанной активности двух экземпляров в закрепленном полёте. Стрелками указаны точки на оси временных интервалов, соответствующие одному периоду взмаха крыльями ($T_в \approx 29$ мс). Гистограмма (***б***) получена при накоплении последовательности из 500 щелчков, (***в***) - 100 щелчков. Шаг дискретизации 2 мс.

3.1.5. Акустическая активность совок в естественных условиях

Со времени первых регистраций щелчков совок, выполненных Редером и Тритом в 1957 г., и до 1998 г. все измерения акустической эмиссии этих бабочек были выполнены в лабораториях, в условиях так называемого закрепленного полета, при которых насекомое перед опытом крепилось к специальному держателю. При помощи этого держателя летящая бабочка удерживалась в пространстве относительно микрофона. В единичных случаях удалось также зафиксировать щелчки совок, летавших в марлевых садках (Жантиев и др., 1993). Тем не менее, какие звуки издают эти бабочки в реальной обстановке и издают ли их вообще, долгое время оставалось неизвестным. Несколько раз серии щелчков автору удавалось услышать от близко пролетавших совок, когда они кружили ночью около лампы, но такие наблюдения не отличались надежностью - хотелось бы организовать объективную запись акустической активности этих насекомых. Регистрацию щелчков в естественной обстановке (в елово-берёзовом лесу) впервые удалось провести в августе 1998 г. в течение нескольких теплых вечеров (Лапшин, Воронцов, 2000б).

Рис.7. Установка для регистрации щелчков совок в естественных условиях.

Бабочек привлекали пищевым аттрактантом (забродившей смесью пива с медом), которым была смазана кора березы на высоте 1 м. На высоте около двух метров от земли на стволе той же березы был установлен акустический приемник с параболическим отражателем (см. рис.7). Лепесток диаграммы направленности приемника ориентировали вниз вдоль ствола дерева так, чтобы в зону его чувствительности попадали бабочки, подлетавшие к аттрактанту. Такая схема опыта позволяла снизить вероятность срабатывания регистрирующего устройства на звуки, не связанные с активностью бабочек, например, крики летучих мышей или призывные сигналы кузнечиков. Положение микрофона относительно отражателя было отрегулировано таким образом, чтобы общая осевая чувствительность всей системы мало зависела от дальности до источника звука в пределах 20-150 см. После преобразования акустических сигналов в электрические импульсы информация о щелчках совок по радиоканалу поступала в лабораторию.

Период максимальной акустической активности совок - 23÷24 часа по местному астрономическому времени. До этого времени и после щелчки не наблюдались. За четыре вечера было зарегистрировано 28 серий. Каждая серия в среднем состояла из 7 щелчков.

Последующий статистический анализ интервалов между щелчками был осложнен тем, что в зоне чувствительности регистрирующего устройства летали бабочки как минимум двух видов: *A. perflua и B. satura* (возможно было также присутствие совок *Meganephria oxyacanthae* L.). Надежно идентифицировать вид бабочки в полёте при слабой освещенности места эксперимента не представлялось возможным.

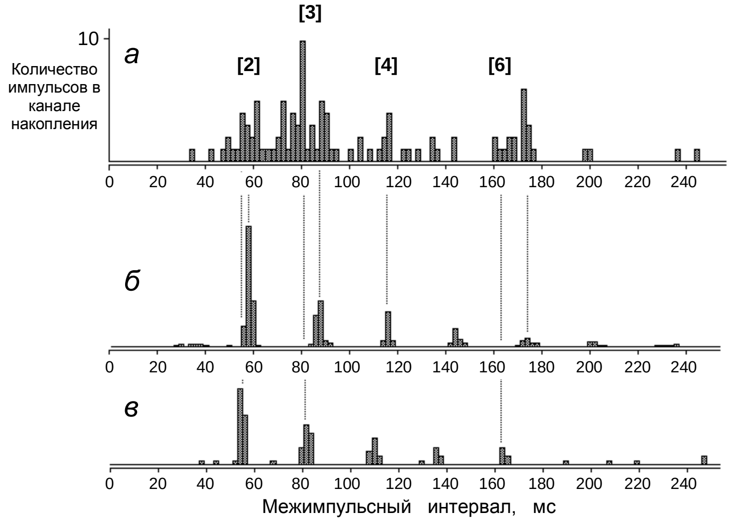


Рис.8. Гистограммы интервалов между щелчками, зарегистрированными от совок в свободном полёте (***а***) и в условиях закреплённого полёта: ***б*** - *A. perflua,* ***в*** - *B. satura*. В скобках указаны коэффициенты кратности интервалов периоду взмахов. Шаг дискретизации 2 мс.

Сопоставление суммарной гистограммы межимпульсных интервалов (см. рис.8, *а*) с гистограммами, полученными на совках в закреплённом полёте (см. рис.8, *б, в*), позволило выявить и в некоторых случаях разделить группы, относящиеся к активности разных видов совок, посколь- ку все три вида имеют разные частоты маховых движений. На гистограмме (см. рис.8, *а*) видно, что большинство зарегистрированных интервалов были кратными периоду взмаха бабочек - (2÷3)Тв.

3.2. Механизмы генерации и излучения щелчков

В общем случае, акустическую эмиссию условно можно разделить на два основных этапа: возбуждение вибрационного импульса (генерация) и преобразование этого импульса в звуковой сигнал (излучение). Процессы, соответствующие этим этапам, могут быть разнесены в пространстве и реализованы на разных физических структурах.

У многих ночных чешуекрылых, в том числе и у совок, переднее крыло в покое сцеплено с телом посредством комплементарных образований (зон), покрытых конусообразными выростами - микротрихиями (Kuijten, 1974). Одна зона расположена на заднем крае переднего крыла около его основания (см. рис.9), а вторая - на поверхности скутума метаторакса. Такими структурами обладают и самцы, и самки. Так как при искусственной расцепке зон отчетливо слышен громкий щелчок, мы предположили, что бабочки используют механизм сцепления в качестве акустического генератора. Для проверки этой гипотезы на совках *A. perflua* исследовали морфологию и акустические возможности указанных структур.

3.2.1. Морфология зон сцепления крыльев с телом

С нижней стороны вдоль каудального края переднего крыла почти у его основания находится узкая зона - *Az* длиной около 2 мм и максимальной шириной 0.25 мм (см. рис.9, *а*, *Az*, вид сверху). Участок постепенно сужается к основанию крыла и, следуя его рельефу, имеет слегка выпуклую форму. По краю крыла зона частично заходит на его дорсальную поверхность. Весь этот участок покрыт полуприлегающими к кутикуле крыла выростами конусообразной формы - микротрихиями (см. рис.9, *б*). Для всей зоны в целом прослеживается общая ориентация конусов к вершине крыла.

Плотность микротрихий достигает трех на 100 мкм^2 при диаметре конусов в базальной части 4 мкм. Их высота варьирует в пределах 18÷25 мкм в зависимости от положения на поверхности участка. По краям зоны высота микротрихий меньше и они не образуют четко выраженных

рядов. В центральной части зоны *Az* конусы расположены рядами и имеют вытянутую волосковидную вершину, изогнутую в той или иной степени в виде крючка под разными углами к крыловой поверхности.

На скутуме (Sct_3) имеется аналогично микроструктурированная область *Sz* (см. рис.9, *а*, *Sz*; рис.9, *в*). Зона *Sz* расположена на дорсальной поверхности выпуклого валика длиной 1.7 мм, идущего по задне-боковому краю скутеллума мезоторакса, и в норме закрыта сверху нависающим опушением. Её максимальная ширина в передней трети составляет 0.4 мм. В каудальном направлении валик скутума суживается до 0.14 мм. Высота конусов у заднего края поля 12 мкм, у переднего - до 40 мкм. В этом направлении короткие микротрихии постепенно

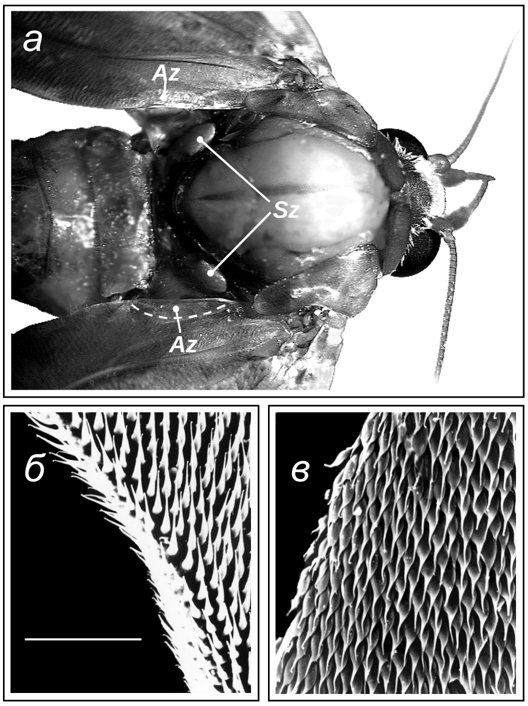


Рис.9. Механизм сцепления крыльев с телом: ***а*** – расположение зон сцепления на крыльях (*Az*, граница указана пунктирной линией) и скутуме (*Sz*); ***б*** - поверхность зоны *Az*, вид на край переднего крыла с нижней стороны; ***в*** - поверхность зоны *Sz*. Крылья бабочки разведены в стороны так, чтобы были полностью видны зоны зацепления на скутуме. Масштаб для фотографий ***б*, *в*** – 50 мкм.

замещаются более длинными и одновременно происходит изменение их осевой ориентации. По заднему краю микротрихии ориентированы вдоль продольной оси валика, а при переходе к переднему краю направление их ориентации меняется на 90°. Микротрихии обеих комплементарных зон в норме ориентированы навстречу друг другу. При надвигании заднего края крыла на валик скутума они способны входить во взаимное зацепление и фиксировать в покое переднее крыло относительно тела насекомого. Сходные структуры известны также и у других насекомых, например, стрекоз (Odonata). Зоны, покрытые мельчайшими микротрихиями, расположены у них на задней поверхности головы и заднешейном склерите и служат для фиксации головы стрекозы относительно её груди (Горб, 1989).

3.2.2. Опыты по акустической идентификации механизма генерации щелчков

При исследовании зон зацепления в качестве звукогенерирующих структур бабочку помещали под микрофоном и вручную, двигая крыло за дистальный конец, добивались возникновения акустических щелчков. Как оказалось, сцепление зон возможно при неполном перекрытии комплементарных участков и даже при лёгком касании краем крыла зоны на валике скутума. Щелчки, возникавшие при искусственном разрыве зацепления, так же как и естественные, отличались разнообразием формы. При определенном навыке, изменяя угол наклона переднего крыла по отношению к телу насекомого и степень зацепления, можно было вызвать генерацию щелчков, сходных с естественными (см. рис.2, *е*).

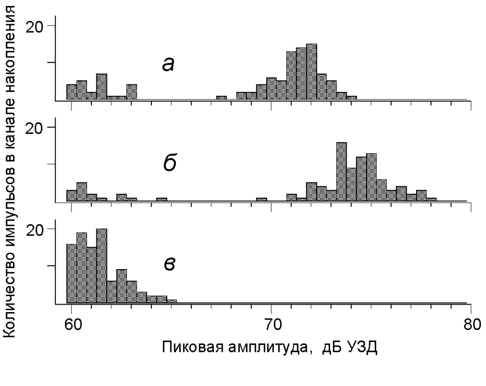


Рис.10. Гистограммы распределения амплитуды акустических щелчков, построенные по результатам одного опыта (*A. perflua*, закреплённый полёт): ***а*, *б*** – интактная совка, последовательные накопления в одном опыте; ***в*** - та же бабочка с удаленными зонами зацепления на крыльях. Каждая гистограмма построена по результатам измерения амплитуды 100 щелчков. Ширина канала накопления – 0.5 дБ.

Рис.3 построен путем наложения спектров импульсов, излученных бабочками в полёте (см. рис.3, *а*) и искусственных щелчков (см. рис.3, *б*). Сходство частотных

параметров естественных и искусственно вызванных сигналов иллюстрируют усредненные спектральные графики, построенные на рисунке белыми линиями на фоне спектров. Таким образом, в момент расцепки крыла с телом может возникнуть акустический импульс, по своим спектральным характеристикам близкий к естественным щелчкам (Лапшин, Воронцов, 2000б).

Акустические сигналы, издаваемые устойчиво летящей и щелкающей совкой по амплитуде распределяются, как правило, на две группы: положение первой стабильно на уровне 55÷60 дБ УЗД (призвуки полёта, см. раздел 3.4.) а вторая, соответствующая щелчкам может варьировать от 70 дБ до 85 дБ УЗД и более (обычно 76÷80 дБ). На этот процесс накладываются чисто случайные вариации амплитуды (см. рис.10, *а, б*).

После аккуратного удаления микроножницами зон зацепления на крыльях (Az), высокоамплитудные щелчки исчезали, а шумы полёта либо сохранялись на прежнем уровне (см. рис.10, *в*), либо несколько (на 1÷2 дБ) увеличивались. Неполное удаление либо частичное повреждение участков на крыльях, несущих зоны зацепления, как правило, не приводило к утере способности совок издавать акустические импульсы. Более того, амплитуда регистрируемых сигналов после такой неудачной операции могла возрасти в несколько раз относительно своего прежнего значения, и щелчки начинали сопровождать каждый взмах насекомого. Повторная операция с полным удалением специализированных участков на крыльях приводила к утере бабочками способности генерировать ультразвуковые щелчки.

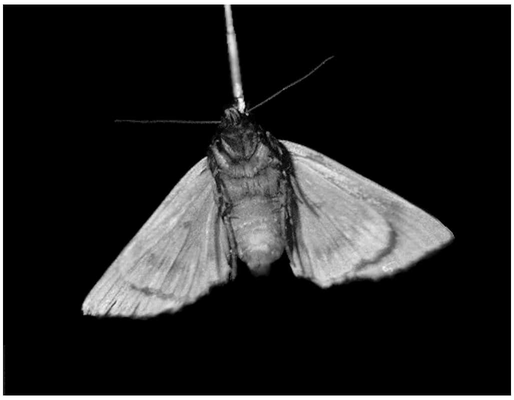


Рис.11. Фотография летящей совки *A. perflua* в момент регистра - ции её щелчка. Вид снизу.

Эмиссию ультразвуковых щелчков удавалось также наблюдать у совок с крыльями, зажатыми в пальцах экспериментатора. При попытках освободиться бабочки совершали ритмические мышечные усилия, в результате которых происходило взаимодействие зон сцепления и, как следствие, генерация акустических импульсов. Можно предположить, что такие звуки вызывают испуг хищника в процессе захвата жертвы.

Генерация щелчка при разрыве зон зацепления возможна только при определенной ориентации крыльев относительно торакса, допускающей механический контакт зон *Az* и *Sz*. Для проверки выполнения этого условия бабочек фотографировали при помощи импульсной лампы, вспышки которой были синхронизированы с собственными щелчками насекомого. Как оказалось, геометрия положения крыльев совок в моменты регистрации щелчков допускает возможность эмиссии за счёт взаимодействия зон (см. рис.11). Анализ фотоснимков также показал, что при акустической эмиссии ноги бабочек не касалась крыловой поверхности. На основании этой и аналогичных ей фотографий был сделан вывод, что способ звукоизлучения совок *T. fovea* (стридуляция дистальным члеником задней ноги о жилку крыла (Surlykke, Gogala, 1986)), не характерен для изученных нами видов.

3.2.3. Излучение акустических сигналов

Характерное свойство акустической эмиссии совок - высокая изменчивость физических параметров излучаемых импульсов. На роль формирователя сигналов со сложным и изменчивым спектром лучше всего подходят проксимальные участки передних крыльев, включающие систему ячеек (мембран), каждая из которых потенциально способна к резонансам на нескольких частотах (модах). Эти структуры возбуждает механический импульс, возникающий в момент расцепки крыла с телом.

Размеры крыльев совки средних размеров (20÷30 мм) в несколько раз больше длины волны значимых составляющих спектра сигнала (например, для 40 кГц - 8.5 мм). При таких линейных соотношениях следует ожидать сужения диаграммы направленности излучения и появления дополнительных её лепестков. С уменьшением длины волны эти эффекты будут более выраженными.

Если бы излучающая поверхность крыла колебалась вдоль нормали к своей плоскости, то главная ось дирекциональной характеристики излучения была бы ориентирована перпендикулярно плоскости зоны излучения. Однако из-за конечной фазовой скорости распространения волны деформации вдоль крыла от зоны генерации лепестки диаграммы излучения на разных частотах будут ориентированы под разными углами относительно крыловой поверхности.

Так как положение крыльев от раза к разу в моменты эмиссии варьирует, то в точке регистрации акустического импульса некоторые спектральные компоненты будут либо усиливаться, либо наоборот, резко подавляться по сравнению со средним уровнем в зависимости от мгновенного положения диаграммы направленности относительно микрофона. Этим эффектом можно объяснить "выпадение" либо усиление отдельных пиков в спектрах щелчков (см. рис.2, *а-в*). Плавное изменение амплитуды регистрируемых сигналов (см. 10, *а*, *б*), по-видимому, связано со сдвигом моментов генерации акустических импульсов относительно

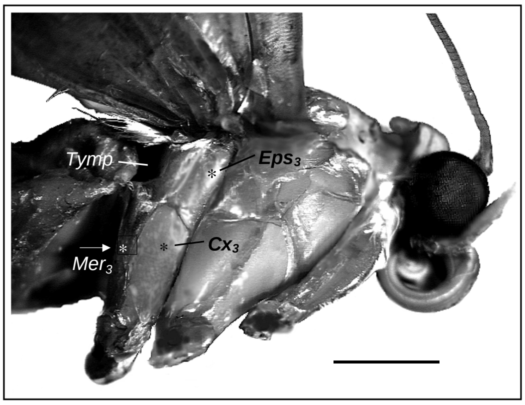


Рис.12. Фотография совки, вид сбоку. Звездочками указаны зоны на тораксе, механическая деформация которых сопровождалась эмиссией ультразвуковых импульсов. *Eps*3 - метэпистерн, *Cx*3 - кокса, стрелка – направление деформирующего усилия на мерон (*Mer*3). *Tymp* – проход к тимпанальному органу. Масштаб – 2 мм.

цикла взмаха, из-за чего излучающие сегменты крыльев меняли свою ориентацию относительно микрофона. Таким образом, при помощи описанного механизма генерации и излучения ультразвуковых щелчков можно объяснить основные особенности акустической эмиссии совок.

3.3. Другие возможные механизмы генерации щелчков

В процессе изучения акустической эмиссии совок в качестве контроля нами были рассмотрены другие возможные механизмы генерации щелчков, по принципу действия основанные на потере механической устойчивости кутикулярных структур. В этом плане из многочисленных склеритов, составляющих экзоскелет бабочек, наибольшее внимание в качестве потенциального места возникновения щелчков было уделено метэпистерну (*Eps*3). На поверхности метэпистерна у некоторых медведиц (Arctiidae), семейства, таксономически близкого совкам, имеются микротимбалы, при помощи которых эти бабочки способны издавать щелчки (Blest et al., 1963; Fullard, Heller, 1990).

Кутикула метэпистернов совок (см. рис.12, "*Eps*3") оказалась весьма прочной. При постепенном увеличении механической нагрузки поверхность склерита начинала терять устойчивость и прогибаться со щелчком, однако форма такого импульса и его спектр не соответствовали параметрам собственных сигналов совок.

Легкое надавливание на некоторые точки мерона (см. рис.12, "*Mer*3") вызывало скачкообразный прогиб кутикулы, сопровождавшийся щелчком, но спектры этих звуков, как правило, имели основной максимум, существенно сдвинутый в низкочастотную часть диапазона (30÷40 кГц по сравнению с естественными звуками совок 50÷60 кГц).

Механическая вибрация поверхности кокс (см. рис.12, "*Cx*3") также могла привести к генерации щелчков, весьма схожих по физическим параметрам с сигналами совок. Иногда щелчки возникали дважды за цикл стимуляции - при надавливании на кутикулу и при снятии нагрузки. Измерение дирекциональной характеристики акустического излучения (диаграммы направленности), возникавшего при деформации этого склерита, показало, что ось максимума ориентирована не в дорсальном направлении, как это характерно для естественной эмиссии совок (Kay, 1969), а вниз, под углом примерно 30° относительно горизонтальной плоскости. Положение крыльев бабочки при этом слабо влияло на ориентацию главной оси диаграммы направленности.

Нами была рассмотрена возможность генерации щелчков какими-либо специализированными структурами на поверхности крыльев, например бистабильными мембранами. Механизм,

функционирующий на таком принципе, описан у дневных бабочек *Inachis io* L. (Nymphalidae) (Møhl, Miller, 1976). Однако обнаружить у совок функционально аналогичные структуры нам не удалось.

В завершение этой темы следует упомянуть, что нарушение целостности крыловой поверхности, например частичные переломы жилок, либо незначительные разрывы мембран могут в условиях полёта обусловить образование зон генерации импульсных акустических шумов. Повреждённые бабочки не могут произвольно прекратить такую "эмиссию". Звуки, возникающие на дефектных участках крыльев, как правило, приурочены к определенной фазе маховых движений и имеют сходные с естественными щелчками спектральные характеристики. Это обстоятельство также указывает, что именно крылья являются "излучателем" щелчков и определяют их спектральные особенности.

3.4. Призвуки, сопровождающие полёт совок

Широко распространено суждение, что совки в полёте издают хлопки и другие призвуки, следующие синхронно с каждым взмахом крыльев. В основном этот тезис, как нечто очевидное, встречается в работах, посвященных исследованию кормодобывающего поведения рукокрылых (Айрапетьянц, Константинов, 1970; Coles et al., 1989). Возможно, что такая уверенность проистекает из личных наблюдений исследователей: при близком пролёте совки действительно слышен характерный гул. В этой связи следует обратить внимание на условие слышимости низкочастотных призвуков, сопровождающих полёт, - именно малое (порядка 10÷20 см) расстояние от бабочки до приемника звука определяет такую возможность (эффект "ближнего поля").

Для совок тихий полёт важен с точки зрения безопасности на фоне хищничества летучих мышей, поскольку основные потребители совок - ушаны (Plecotus) - для обнаружения жертв нередко используют пассивную локацию. Если бабочка заметно "шуршит" на каждый собственный взмах, то это обстоятельство может весьма существенно отразиться на продолжительности её жизни. В то же время, для реализации возможностей слуха совок уровень шумов, сопровождающих полёт, должен быть соизмерим или меньше порогов слуховой системы насекомого.

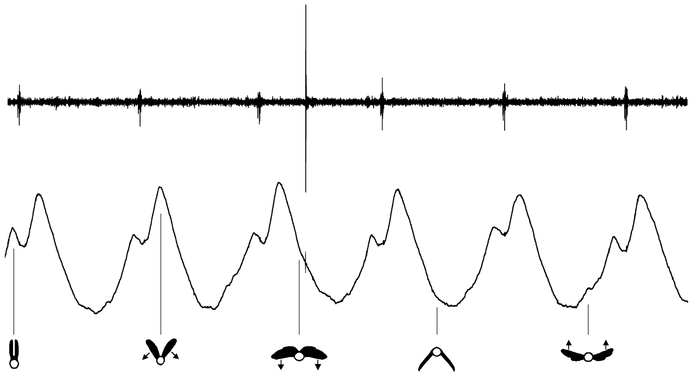


Рис.13. Осциллограммы звуковых волн, возбуждаемых летящей совкой *A. pyramidea*. Нижняя осциллограмма: “ближнее поле”, микрофон расположен сверху от насекомого на расстоянии 5 см, среднеквадратичный уровень сигнала – 76 дБ УЗД, период крыловых взмахов составлял примерно 30 мс. Внизу схематично изображено положение крыльев бабочки в характерных фазовых точках осциллограммы, стрелками указано направление движения крыльев. В верхней части рисунка приведена осциллограмма той же записи, но прошедшей частотный фильтр, аналогичный по полосе пропускания периферической части слуховой системы совок.

Не все составляющие спектра шума одинаково эффективны при восприятии тимпанальной системой совок, поэтому при исследовании призвуков полёта особое внимание было обращено на те спектральные составляющие, которые сосредоточены в области чувстви- тельности подопытных насекомых, т.е. в диапазоне от 10 кГц и выше, до 100 кГц и выше.

Уотерс и Джоунс провели оценку уровня и спектральных характеристик высокочастотного компонента шума полёта совок. По их данным в такт с каждым взмахом возникают короткие ультразвуковые всплески. Спектр этих звуков широкий (диапазон 13-125 кГц) с максимумом в области 46 кГц, пиковая амплитуда в среднем составляет 62 дБ УЗД при расстоянии 1 см от бабочки до регистрирующего микрофона. У представителей двух исследованных видов совок *Agrotis segetum* и *Noctua pronuba* параметры импульсных шумов оказались близкими (Waters, Jones, 1994).

Совки в полёте машут крыльями с частотой порядка 30÷40 раз в секунду. На протяжении периода взмаха передние крылья в нижнем своем положении образуют между собой угол 90÷120°, тогда как в верхней точке сходятся до видимого соприкосновения.

Скоростная видеосъёмка показала приуроченность шумовых всплесков к моментам соприкосновения задних крыльев. На основании таких наблюдений было высказано предположение, что зарегистрированные щелчки возникают при ударе концов задних крыльев. Из расчетов, выполненных авторами цитируемой работы, также следовало, что амплитуда зарегистрированных импульсов слишком мала для демаскирования бабочек перед летучими мышами в реальной обстановке.

Наши исследования призвуков, сопровождающих полёт совок, дали внешне сходные результаты (см. рис.13). Действительно, на каждый в взмах у большинства исследованных видов (*A. perflua, A. pyramidea, Eurois occulta* L., *A. segetum, B. satura, E. paleacea, M. oxyacanthae, Trachea atriplicis* L. других) в верхнем положении крыльев наблюдались широкополосные шумовые всплески. Их спектр широкий с максимумом в районе 60÷80 кГц, наиболее типичная амплитуда 50÷62 дБ УЗД.

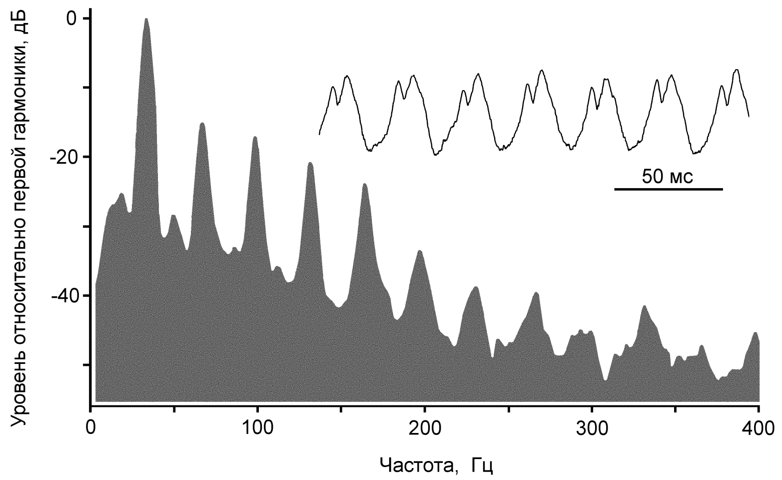


Рис.14. Осциллограмма и низкочастотная часть спектра звуковых волн, зарегистрированных от летящей совки *A. pyramidea* в “ближнем” поле (микрофон сверху на расстоянии 5 см от насекомого).

При освещении летящей бабочки короткими вспышками света, синхронизированными с моментами появления шумовых всплесков, у нескольких исследованных экземпляров совок было отчётливо видно, что крылья в моменты генерации шума не соприкасались. Кроме того, аналогичные импульсы наряду с "типичной" привязкой к фазе цикла взмаха (крылья вверху) наблюдались также при положении крыльев в нижней точке. Подобные наблюдения заставляют искать другой механизм генерации импульсного шума. Скорее всего, он возникает вследствие деформации оснований крыльев при пронации (наиболее типичная ситуация) и супинации крыльев.

Периодические развороты крыловых поверхностей являются обязательными компонентами машущего полёта (Бродский, 1988). Осевое закручивание крыла - конструкции, имеющей ячеистую структуру, должно приводить к каскаду быстрых деформаций, связанных с потерей устойчивости формы составляющих крыло элементов. Противоречие между потребной жёсткостью и гибкостью крыльев не позволило в процессе эволюции элиминировать импульсные призвуки полёта – явление, безусловно, вредное в контексте самообнаружения бабочки перед хищниками.

Опасность такого самообнаружения особенно возрастает при сближении летучей мыши и насекомого на расстояние порядка нескольких десятков сантиметров, когда хищник может локализовать в пространстве жертву, не используя собственный локатор. Казалось бы, отсутствие эхолокационных сигналов от летучей мыши делает бабочку совершенно беззащитной. Однако особенности слуховой системы совок, по-видимому, позволяют им также обнаруживать летучую мышь по шумам полета (раздел 7.1.) .

Другой процесс, также являющийся неизбежным следствием машущего полёта - излучение акустических волн с частотой взмахов и её обергармониками (см. рис.13, рис.14). Из-за малого

отношения размера насекомого (порядка 5 см в размахе крыла) к длине волны первой гармоники (порядка 100 см) эффективность излучения акустических волн с основной частотой взмахов очень низкая. Обергармоники, несмотря на сравнительно меньшую исходную амплитуду (см. рис.14), более эффективно излучаются в пространство и могут служить ориентиром для охотящейся летучей мыши. Кроме того, чувствительность слуховой системы хищников с ростом частоты также возрастает (Айрапетьянц, Константинов, 1970). Та же особенность восприятия низкочастотных звуков присуща и человеку. Субъективное восприятие низкочастотного гула, который слышен от пролетающей рядом совки, определяется в первую очередь высшими гармониками, а не основной частотой взмахов насекомого.

3.5. Об эволюции механизма акустической эмиссии у совок

Как известно, бабочки являются функционально двукрылыми насекомыми - их передние и задние крылья с каждой из сторон представляют собой единые несущие поверхности (см. рис.10). В результате такого функционального объединения основная нагрузка при маневрировании ложится на систему управления задними крыльями. Активность системы управления, с одной стороны, должна быть синхронизирована с общим ритмом полёта, а с другой - иметь относительную фазовую свободу для обеспечения оперативности маневрирования. За счёт объединения крыльев нейронные центры управления передними крыльями оказались функционально разгруженными и в ходе последующей эволюции могли быть переориентированы для решения других задач, прямо не связанных с полётом.

Зоны зацепления передних крыльев с телом (*Az* и *Sz* на рис.9) в эволюционном плане, по-видимому, являются ранними морфологическими образованиями у ночных чешуекрылых, так как распространены в большинстве семейств отряда, в том числе, и в подотряде Jugatae (Kuijten, 1974), представители которого считаются наиболее примитивным из всех современных Lepidoptera. **Таким образом, ещё до появления способности к эхолокации у совок уже имелись зоны зацепления на крыльях *Az* и механизм управления положением этих зон в пространстве.** В процессе эволюции эхолокационной системы, кроме незначительных перестроек в ЦНС, потребовалось всего лишь несколько удлинить рабочие участки зон на скутуме Sz таким образом, чтобы их зацепление с комплементарными крыловыми участками было возможно в более широком диапазоне углов раздвижения передних крыльев.

3.6. Заключение

Вопрос об участии акустической эмиссии совок в эхолокационном процессе можно было решить только на основании исследований специфики восприятия слуховой системой бабочек сигналов, сходных с их собственными щелчками. Этому и другим вопросам восприятия чешуекрылыми ультразвуковых сигналов посвящены четвёртая и пятая главы. Пока же, только на основании исследований характеристик щелчков совок можно сказать, что сложно-спектральный состав ультразвуковых импульсов, излучаемых бабочками, даёт определённые преимущества при импульсной эхолокации.

При отражении зондирующего щелчка с широким спектром от поверхности, имеющей перепады в рельефе, превышающие четверть длины акустической волны (например, коры дерева), эффекты интерференции будут приводить к подавлению в точке приема не всего сигнала в целом, а отдельных частотных компонентов, т.е. широкополосность щелчков способствует повышению помехозащищенности системы эхолокации.

4. СЛУХОВАЯ СИСТЕМА NOCTUOIDEA

В начале прошлого века вышла классическая работа Ф. Эггерса (Eggers, 1919) с подробным описанием морфологии тимпанального органа совок (Noctuidae). Затем, спустя 30 лет, появились первые данные, что ноктуиды способны воспринимать ультразвуки (Schaller, Timm, 1950). Дальнейшее систематическое изучение акустического поведения чешуекрылых неотделимо связано с именами двух американских ученых: Редера и Трита. Трит в своих воспоминаниях писал, что он, не зная более ранних работ, фактически переоткрыл в 1954 г. способность совок воспринимать ультразвуки летучих мышей и даже подготовил соответствующую статью к печати. Только по чистой случайности выяснилось, что он на этом пути не первый (Treat, 1983). Не имея возможности самостоятельно проводить электрофизиологические эксперименты на насекомых, Трит обратился за помощью к известному физиологу Редеру с просьбой о помощи. Так образовался этот знаменитый тандем, причем для Редера со временем нейроэтология бабочек стала одним из основных направлений его научной деятельности.

Методы исследований того периода включали отведение электрофизиологической активности крючковидными электродами от тимпанального нерва в остром опыте, в том числе, и в полевых условиях - "живой микрофон" (Roeder, 1967a); отведение электрической активности от интернейронов грудных и головных ганглиев (Roeder 1966b; 1969a); регистрацию двигательной активности бабочек в закрепленном полёте в ответ на стимуляцию ультразвуком. Датчиками в этом случае служили два нагретых термистора, расположенные под крыльями подопытного насекомого. При попытках совершить манёвр увеличивался обдув и снос тепла с термистора, расположенного под более сильно машущим крылом. Изменение температуры термистора приводило к увеличению его сопротивления, которое измерялось с помощью специальной электронной схемы (Roeder, 1966a).

Редер и Трит стремились проводить свои эксперименты по возможности в естественных условиях и ничем не стеснять поведение подопытных совок, даже в ущерб точности количественных данных (Roeder, Treat, 1961a). При таком подходе в наибольшей степени учитывалась специфика объектов исследований - резкое падение вероятности двигательных ответов при ограничении мобильности. Например, в свободном полёте вероятность проявления реакций бабочек на звук составляла 90% (Roeder, 1964), тогда как в закрепленном полёте - всего 20% (Roeder, 1967b).

Исследования физиологических характеристик слуховой системы ночных чешуекрылых опирались на морфологические данные, которые постепенно детализировались параллельно с внедрением в практику современных методов (Roeder, Treat, 1957; Ghiradella, 1971; Callahan, Carlysle, 1972; Paul, 1973; Surlykke, Miller, 1982; Boyan, Fullard, 1986).

4.1. Морфологическая организация слуховой системы Noctuoidea

4.1.1. Тимпанальный орган

Тимпанальные органы совок (Noctuidae) расположены латерально-симметрично в задней части метаторакального сегмента (см. рис.11, *Tymp*; рис.15). Тимпанальный орган представляет собой полость, сформированную метаторакальным эпимером и ограниченную двумя перепонками: тимпанальной (ТМ) и контртимпанальной (КТМ) мембранами. Тимпанальная камера является частью трахейной системы, и её внутренняя поверхность выстлана трахеальным эпителием. Внешняя часть тимпанального органа представляет собой открытую полость под названием *капюшон* (Кп) и напоминает по внешнему виду и функциям наружное ухо млекопитающих.

© Д.Н. Лапшин, 2005

Контртимпанальная мембрана (см. рис.15, КТМ) расположена почти перпендикулярно к поверхности тимпанальной мембраны. Наружная поверхность КТМ открыта через узкую щель в контртимпанальную полость - КТП. Считается, что оба эти образования выполняют функцию дополнительных резонаторов (Roeder, Treat, 1957).

Тимпанальная мембрана (ТМ) ограничена склеротизированной рамкой сложной архитектуры, которая служит также как один из боковых скелетных элементов соединения торакса и брюшка. Сбоку мембрана ограничена маленьким склеритом, известным под названием *эполет*, или нодулярный склерит (см. рис.15, Э). Этот склерит разделяет тимпанальную мембрану и сравнительно толстую, мягкую кутикулярную мембрану (конъюнктива или конъюнктивная мембрана - Кн).

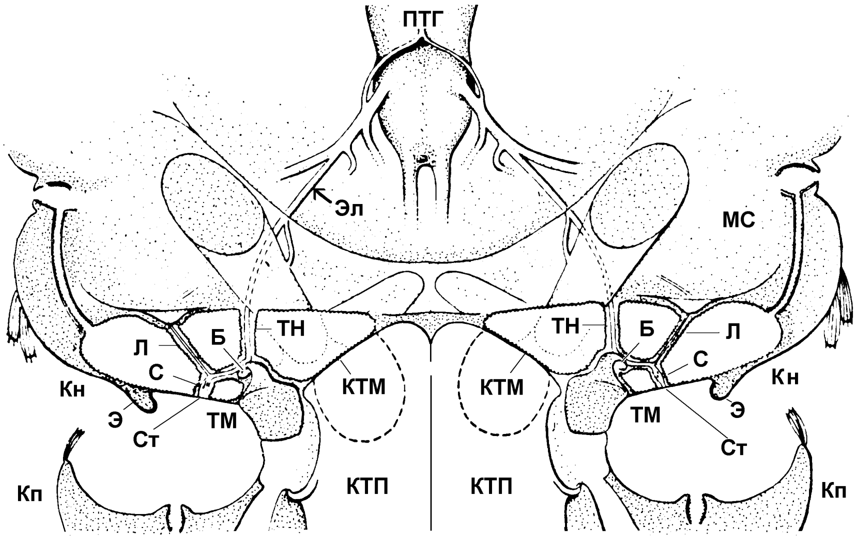


Рис.15. Расположение и структура тимпанальных органов совок: Б - бюгель, Кн - коньюнктива, Кп - капюшон, КТМ - контртимпанальная мембрана, КТП - контртимпанальная полость, Э - эполет, Л - лигамент, МС - метаскутум, ПТГ - птероторакальный ганглий, С - сколопариум, Ст - стигма, ТМ - тимпанальная мембрана, ТН - тимпанальный нерв, Эл - положение отводящих электродов; (Roeder, Treat, 1957, с незначительными изменениями).

Тимпанальная мембрана, как правило, имеет круглую или полукруглую форму и настолько тонка, что снаружи дает интерференционную картину. В центре тимпанальной мембраны находится пятно - так называемая *стигма*, которая представляет собой зону прикрепления сколопариума (см. рис.16). Стигма окружена небольшой полупрозрачной зоной, состоящей из эпителиальных клеток, покрывающих внутреннюю поверхность тимпанальной мембраны (Treat, Roeder, 1959; Ghiradella, 1971).

Сколопариум включает две хордотональные сенсиллы (см. рис.17). Сенсиллы содержат тела цилиарных сенсорных биполярных нейронов - рецепторных клеток $\boldsymbol{A_1}$ и $\boldsymbol{A_2}$, Ресничка каждого из них заключена в канале хорошо развитого сколопса, состоящего из шапочки, набора сколопидиевых стержней и воротничка. Сколопс одной из сенсилл крупнее другого, считается, что он принадлежит низкопороговому рецептору $\boldsymbol{A_1}$. Шапочки каждого из двух сколопсов прикрепляются к тимпанальной мембране через шапочковую клетку, микротубулярный стержень и микротубулярный тяж (Ghiradella, 1971).

Аксоны рецепторов $\boldsymbol{A_1}$ и $\boldsymbol{A_2}$ формируют хордотональную веточку тимпанального нерва. Этот нерв механически соединен через "лигамент" (см рис.16, Л) с фрагмой скутума. В точке соединения с лигаментом нерв образует угол и достигает области бюгеля (Бю). Бюгель (Bügel - стремя (нем.)) представляет собой выпячивание склеротизированной тимпанальной рамки. В нем расположен большой униполярный неслуховой ***B***-нейрон (Б), богато

оплетённый трахеями. Аксоны слуховых нейронов, тела которых находятся в хордотональных сенсиллах, проходят мимо этого нейрона (Treat, Roeder, 1959).

Вышедшие из зоны бюгеля аксоны трех рецепторов тимпанального органа (***A*₁**, ***A*₂**, ***B***) образуют тимпанальную веточку - IIIN1b, которая далее, после слияния с крыловым нервом IIIN1, направляется к мезоторакальному ганглию.

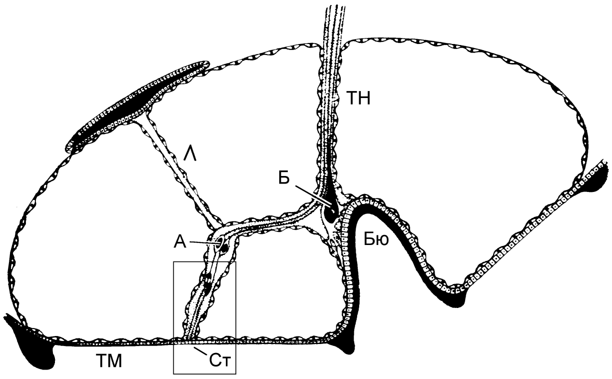


Рис.16. Схема строения тимпанального органа совки: А - слуховые рецепторы A_1 и A_2, Б - ***B***-клетка, Л - лигамент, ТМ - тимпанальная мембрана, Ст – стигма, ТН - тимпанальный нерв, Бю - бюгель (по Eggers, 1919 с изменениями по Treat, Roeder, 1959). Область внутри прямоугольника более подробно показана на рис.14.

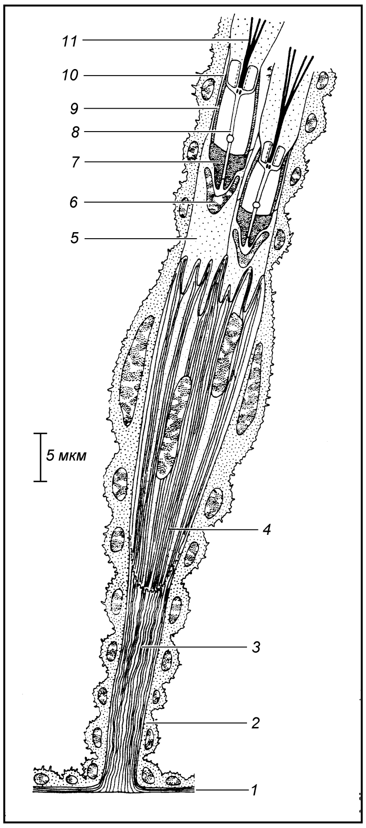


Рис.17. Разрез через дистальный участок сколопариума тимпаналь- ного органа. (По работе (Ghiradella, 1971) с небольшими изменениями): *1* – тимпанальная мембрана, *2* - эпителиальная оболочка, *3* – микро- тубулярный стержень, *4* - микротубулярный тяж, *5* - шапочковая клетка, *6* - ядро шапочковой клетки, *7* - шапочка сколопса, *8* - ресничка, *9* - стержни сколопса, *10* - воротничок, *11* - дендрит слухового рецептора.

Ночные бабочки - хохлатки (Notodontidae) относятся к тому же надсемейству Noctuoidea, что и совки. Тимпанальные органы хохлаток в целом гомологичны тимпанальным органам совок, но содержат только один слуховой рецептор (***A***) и ***B***-клетку (Eggers, 1919; Surlykke, 1984).

Нейронные структуры, гомологичные слуховым рецепторам и клетке ***B***, найдены также у бабочек, не имеющих слуховых органов (Yack, Fullard, 1990). Нерв, гомологичный тимпанальному, иннервирует комплекс рецепторов, расположенный около аксиллярной пластинки заднего крыла. Этот комплекс состоит из трех чувствительных клеток, образующих простой хордотональный орган, имеющий проприоцептивную функцию в системе управления движением крыла. Исходя из этих данных, можно предположить, что тимпанальные рецепторы бабочек надсемейства Noctuoidea эволюционно произошли от проприоцепторов.

4.1.2. Проекции рецепторов тимпанального органа в ЦНС

Ветвление аксонов рецепторов тимпанального органа совок в ЦНС исследовали дважды: сначала с использованием красителя "Procion yellow" (Paul, 1973), а затем хлорида кобальта (Surlykke, Miller, 1982). В последнем случае были получены более полные данные, и описание морфологии рецепторов ноктуид приведено по работе Сюрликк и Миллера.

У совок нерв IIIN1, включающий волокна сенсорных нейронов заднего крыла и три аксона тимпанального рецепторного комплекса, входит в метаторакальный ганглий дорсально в

передней его части (см. рис.18, *а, б*). После входа в ганглий аксоны рецепторов тимпанального органа делятся на передние и задние коллатерали.

Ветвление отростков клетки A_2 не распространяется за пределы мета - и мезоторакальных ганглиев. Задняя (метаторакальная) коллатераль A_2 имеет диаметр 2÷3 мкм, передняя несколько тоньше. Ветвления остаются ипсилатеральными по отношению к нерву IIIN1 и не пересекают среднюю линию.

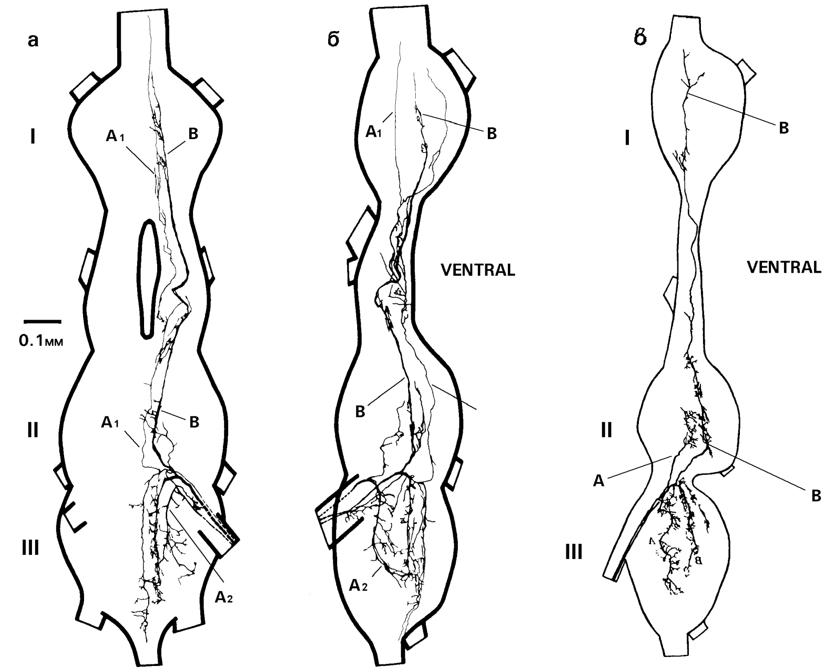


Рис.18. Вид грудных ганглиев (I, II и III) совки *A. segetum* (***а***, ***б***) и хохлатки *P. tremula* (***в***) с дорсальной (***а***) и латеральной сторон (***б***, ***в***). Показаны центральные ветвления аксонов трех рецепторов тимпанального органа (A_1, A_2 и ***B***) совок и двух рецепторов хохлаток (***A*** и ***B***) (по Surlykke, Miller, 1982; Surlykke, 1984).

Аксон нейрона A_1 самый тонкий из трех аксонов рецепторов тимпанального органа. Диаметр передней и задней коллатерали около точки бифуркации аксона равен примерно 1 мкм. Задняя коллатераль образует несколько коротких терминалей перед входом брюшного коннектива. Несколько аналогичных ветвлений пересекают среднюю линию. Клетка A_1 образует ветвления во всех трех грудных ганглиях и, как показали электрофизиологические исследования, образует связи с многочисленными интернейронами. Коллатераль A_1 простирается далее в шейный коннектив.

После первого деления аксона клетки ***B*** диаметр каждой коллатерали составляет 5÷6 мкм. Задняя часть клетки простирается назад примерно так же, как и A_2 и имеет несколько коротких отростков в стороны. Передняя коллатераль образует отростки, заканчивающиеся в проторакальном ганглии. В целом можно отметить, что аксоны клеток A_1 и ***B*** распространяются близкими путями и образуют очень сходные ветвления в нейропиле грудных ганглиев.

Анатомия слуховой клетки ***A*** и неслухового ***B***-рецептора тимпанального органа хохлаток (Notodontidae) была изучена методом ретроградной прокраски хлоридом кобальта (Surlykke, 1984) на представителях *Pheosia tremula*. После входа в метаторакальный ганглий аксоны обеих клеток остаются ипсилатеральными относительно нерва IIIN1 (см. рис.18, *в*). Оба аксона разделяются на переднюю и заднюю коллатераль диаметром 1÷2 мкм. Наиболее латеральный и дорсальный аксон принадлежит слуховой клетке ***A***, тогда как медиально-вентральный принадлежит клетке ***B***. Задняя коллатераль клетки ***A*** заканчивается в задней половине метаторакального ганглия и дает многочисленные отростки в стороны, некоторые

из которых переплетаются с отростками ипсилатеральной ***B***-клетки. Передняя коллатераль заканчивается в центральной части мезоторакального ганглия. Передняя часть ***B***-клетки имеет отростки, заканчивающиеся в проторакальном ганглии и, возможно, проходящие в шейные коннективы. В целом морфология слухового рецептора хохлаток сходна с морфологией клетки A_2 совок.

4.1.3. Торакальные слуховые интернейроны

Согласно данным Редера (Roeder, 1966b) клетки A_1 связаны с релейными (***R***) нейронами, которые далее передают афферентные сигналы с незначительными преобразованиями к другим ипси - и контрлатеральным областям мезо - и проторакального ганглиев и к ипсилатеральным шейным коннективам, однако информация с контрлатеральной стороны на работу ***R***-нейронов не влияет. Скорость адаптации ***R***-нейронов существенно варьирует, но в среднем выше, чем у слуховых рецепторов, поэтому они лучше подчеркивают фронты нарастания тональных стимулов.

На последующих этапах обработки акустической информации сигнал преобразуется интернейронами второго порядка - маркерами пульса (***PM***). Отдельному звуковому пульсу соответствуют один - два спайка в ответе нейрона ***PM***. Такие параметры, как интенсивность звука и его продолжительность, полностью нивелируются в величине ответов этих интернейронов (в количестве спайков на один стимул). Латентный период ответов ***PM*** уменьшается от 20 до 6 мс при увеличении амплитуды стимулов от порогового значения (Th) до Th+30 дБ.

Нейроны ***R***, и ***PM*** отвечают только при стимуляции одного тимпанального органа. Интернейроны, суммирующие сигналы с обеих сторон, группируются в пределах средней линии мезоторакального ганглия. Редер не обнаружил признаков тормозных взаимодействий. Работа была проведена на совках *Caenurgina erechtea* и *Heliothis zea*.

Данные Редера позже были подтверждены и дополнены на представителях медведиц *Empyreuma pugione* (Arctiidae) (Alonso, Coro, 1984) и другом виде совок - *Ascalapha odorata* (Coro, Alonso, 1989). У совок при передаче возбуждения от рецепторов к интернейронам RA_1 и RA_2 время активации составляло в среднем 0.7 мс (имеются в виду нейроны типа ***R*** по классификации Редера, получающие вход от соответствующего слухового рецептора). Авторы обнаружили также нейрон (***RA***), который по своим физиологическим характеристикам напоминал сумматор входов рецепторов A_1 и A_2. Задержка возбуждения этого нейрона относительно разрядов клеток A_1 и A_2 составляла 1.1÷1.5 мс, что указывает на его прямую связь с рецепторами.

Ответы двух зарегистрированных маркеров пульсов практически не зависели от амплитуды стимула (в надпороговой области). Задержка активации составляла в среднем 6 мс для одного и 12 мс для другого интернейрона. Авторы наблюдали синхронизацию сокращений торакальных мускулов с разрядами одного из зарегистрированных нейронов - маркера пульсов.

Были также обнаружены нейроны, которые вытормаживались при возбуждении слуховых входов (Alonso, Coro, 1986; Coro, Alonso, 1989). Нейроны с признаками бинауральной суммации возбуждения и торможения зарегистрированы также в проторакальном ганглии (Alonso, Coro, 1991).

4.1.4. Связи слуховой и моторной систем

В мета - и мезоторакальном ганглиях идентифицированы пять пар больших (40÷60 мкм) и три пары мелких (20÷30 мкм) мотонейронов, получающих слуховой вход. Они иннервируют дорзальные продольные мускулы мезоторакса (Madsen, Miller 1987).

Находящиеся в покое нейроны редко отвечают спайками на возбуждение слуховых входов. Крыловые мотонейроны получают колебательный синаптическое управление от

генератора ритма полёта и обычно сами генерируют спайк на каждый цикл взмаха. Ультразвуковая стимуляция может обеспечить дополнительное возбуждение мотонейрона, и тем самым увеличить силу полёта. Тот же самый стимул, предъявленный в другой поведенческой ситуации, может запретить залповую активность в том же самом двигательном нейроне, но на фоне сохранения ритмического притока. Таким образом, когда генератор полёта работает, слуховые стимулы модулируют нейронные ответы различными путями в зависимости от некоторого неопределённого пока состояния ЦНС.

4.2. Акустико-физиологические характеристики слуховой системы в качестве воспринимающей части эхолокатора

Для понимания специфики работы эхолокатора бабочек важны данные о чувствительности, пространственном, спектральном и временном разрешении слуховой системы этих насекомых. Перечислим те параметры тимпанального органа и слуховой системы в целом, которые лимитируют возможности эхолокатора.

- Пороговая чувствительность к коротким щелчкам, сходным с зондирующими сигналами. От чувствительности приемного устройства зависят максимальный радиус действия эхолокационной системы и надежность обнаружения препятствий на меньших дальностях.

- Спектральное разрешение: усложнение временной структуры эхосигнала может привести к существенному искажению его спектра по сравнению со спектром исходного зондирующего щелчка. Эхолокационная система должна быть устойчивой к искажениям такого рода.

- Динамический диапазон и точность представления амплитуды входного сигнала. У совок оценка направления прихода звука осуществляется по интерауральным различиям (Roeder, Treat, 1961b; Payne et al., 1966; Coro et al., 1986), т.е. на основе амплитудного анализа. Следовательно, оба эти параметра приемника накладывают ограничения на точность измерения углового положения источника эха.

- Временное разрешение. Эхосигнал может иметь сложную временную структуру в результате отражения от предметов, находящихся на разных расстояниях от локатора. Способность разделять отдельные компоненты такого сигнала определяет линейное разрешение системы в глубину пространства.

- Дирекциональная характеристика слуховой системы лимитирует возможность насекомого определять направление прихода эха.

- Характер функциональных связей слуховой системы и крыловых мотонейронов определяет выбор адекватных моторных программ и латентный период их активации.

Перечисленные характеристики взаимосвязаны и в некоторых случаях их затруднительно анализировать обособленно, поэтому подразделение главы 4 по частным темам носит несколько условный характер и определяется в первую очередь методами исследований.

По сравнению с механизмом звукоизлучения слуховая система бабочек до наших работ была исследована значительно лучше, но большая часть фактов получена и интерпретирована в рамках гипотезы защитной функции слуха этих насекомых: своевременного обнаружения летучих мышей по их эхолокационным крикам. Сведений о способности бабочек воспринимать короткие акустические щелчки типа их собственных было очень мало.

4.3. Частотно-пороговые характеристики

4.3.1. Частотная характеристика тимпанального органа совок

Частотная характеристика механической части слухового органа в основном определяется свойствами двух структур: тимпанальной мембраны и пространственной системы сколопариум - лигамент - тимпанальный нерв (см. рис.16). Как показали измерения, выполненные с помощью лазерного виброметра, тимпанальная мембрана может быть описана свойствами низкодобротной резонансной системы (Schiolten et al., 1981).

У препаратов совок в условиях острого опыта резонансный пик мембраны обычно расположен в диапазоне 15÷30 кГц, наиболее типичное значение – 20 кГц. Добротность колебательной системы по разным оценкам составляет от 1.5 до 6 (Schiolten et al., 1981; Лапшин, 1994; Лапшин, Воронцов, 2003б).

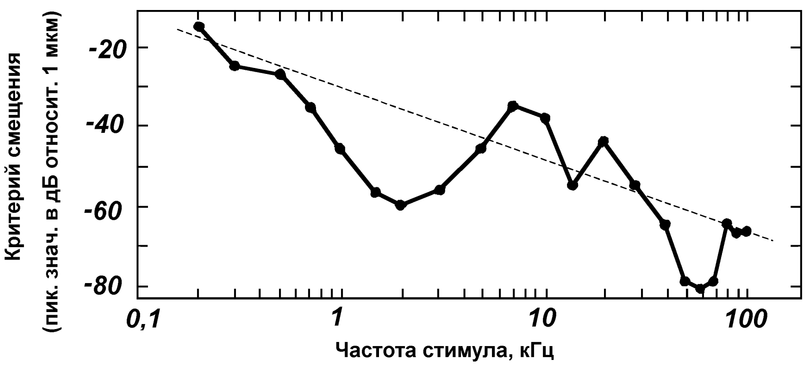


Рис.19. Частотно-пороговая характеристика ТО совок *P. eridania* при механической стимуляции вибратором тимпанальной мембраны. Критерий порога – средняя частота разрядов рецептора A_1 – 50 спайк./с в ответ на один вибрационный пульс длительностью 50 мс. (По Adams, 1972). Пунктиром показана линия, отражающая общую тенденцию уменьшения порогов ТО с ростом частоты.

Звук, преобразованный в колебания тимпанальной мембраны, вызывает продольное растяжение / сжатие сколопариума, который совместно с лигаментом и нервным тяжом образуют в камере тимпанального органа конфигурацию, подобную трёхлучевой звезде. Такая конструкция по своей сути является системой с распределенными параметрами. Это качество подразумевает теоретически неограниченное количество присущих системе резонансов, соответствующих колебаниям в плоскости "звезды", перпендикулярно ей и во всех других промежуточных направлениях.

Три резонанса с центральными частотами 2, 14 и 60 кГц (см. рис.19) были выявлены Вильямом Адамсом (Adams, 1972) при стимуляции микровибратором точки крепления сенсилл (области стигмы). В этих опытах свободные колебания ТМ подавлялись за счет её контакта со штоком вибратора, поэтому влияние механических свойств мембраны незначительно сказывалось на результатах эксперимента. По мнению Адамса наиболее высокочастотному резонансу (в диапазоне 60-70 кГц) соответствует пятая мода поперечного механического резонанса сколопариума. Рецепторы не возбуждаются промежуточными резонансами потому, что механическая вибрация в этих режимах достигает максимума вне зоны трансдукции.

Из анализа графика на рис.19 можно также сделать вывод, что частотно-пороговая характеристика слухового рецептора A_1 имеет общий наклон порядка -6 дБ / октаву (на рис.19 линия указана пунктиром), т.е. сам рецептор демонстрирует характеристики классического дифференциального звена. Такое свойство рецептора способствует расширению полосы чувствительности слуховой системы совок в сторону высоких частот.

До недавнего времени форма частотно-пороговых характеристик тимпанальной системы совок интересовала исследователей акустического поведения чешуекрылых, прежде всего в рамках парадигмы о защитной функции слуха у бабочек, в частности проблемы согласования спектрального диапазона сигналов летучих мышей и полосы восприятия слуховой системы бабочек (Fullard, 1988, 2001). Типичный пример такой характеристики приведён на рис.20, "SIN". Однако на основе подобных графиков затруднительно провести оценку чувствительности тимпанальных органов совок к щелчкам, сходным с их собственными сигналами.

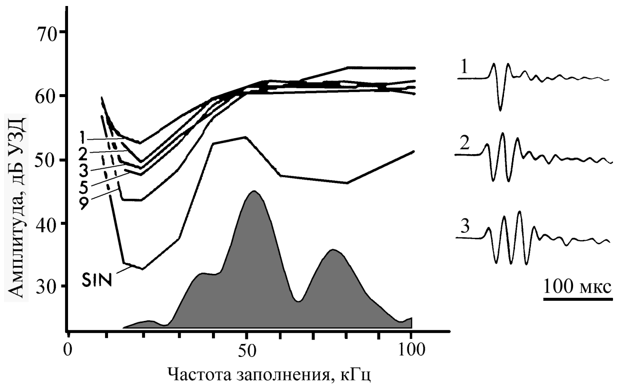


Рис.20. Частотно-пороговые характеристики тимпанальных органов совок *M. brassicae* при стимуляции акустическими сигналами разной длительности. 1 - 3, 5, 9 - число периодов несущей частоты, составляющих длительность стимула. Справа приведены соответствующие им осциллограммы (частота несущей – 50 кГц). SIN - результат стимуляции длительными тональными посылками; по горизонтальной оси - частота заполнения стимула, по вертикальной оси - пиковое акустическое давление. Внизу приведён пример спектра щелчка совки (закрашен серым цветом).

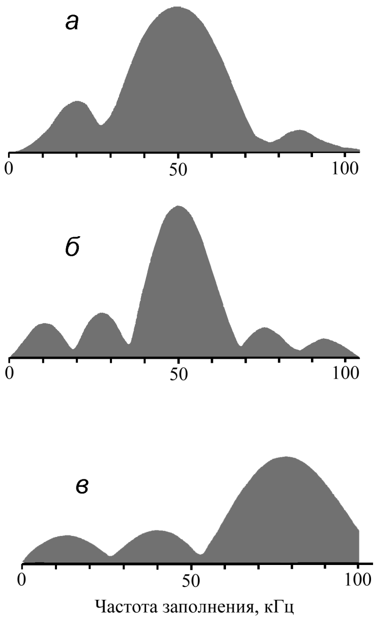


Рис.21. Примеры спектров стимулирующих щелчков: ***а*** – 50 кГц, длительность - 2 периода несущей частоты (40 мкс); ***б*** – 50 кГц, длительность 3 периода (60 мкс); ***в*** – 80 кГц, 3 периода несущей частоты (38 мкс).

Наши многократные измерения показали, что форма огибающей спектра щелчков совок варьирует в весьма широких пределах. (Жантиев и др., 1993; Лапшин, Воронцов, 2000б). Возник естественный вопрос, как восприятие импульсных сигналов зависит от их спектральных характеристик?

Для выяснения этого вопроса препараты совок *Mamestra brassicae* L. тестировали стимулами, сходными с собственными щелчками бабочек. Параметры стимулов варьировали по амплитуде, частоте заполнения (несущей частоте) и длительности, которую меняли дискретно, пропорционально периоду заполняющего сигнала, т.е. один период, два периода и т.д. до девяти периодов. Наличие ответа определяли по синхронному со стимулом появлению спайков в тимпанальном нерве. Результаты представлены на рис.20.

Пороги реакций на короткие акустические щелчки оказались выше по сравнению с порогами на длительные синусоидальные сигналы во всем диапазоне вариаций частоты заполнения стимулирующих щелчков. В области влияния резонанса ТМ (т.е. в районе 20 кГц) пороги монотонно уменьшались с увеличением числа периодов в стимуле. Выше 45 кГц слуховая чувствительность практически не зависела от длительности и несущей частоты входных сигналов. В этом диапазоне для всех кривых была характерна высокая повторяемость формы, а индивидуальные различия выражались только в абсолютных величинах порогов.

В наших экспериментах энергия стимулирующего щелчка была пропорциональна количеству образующих его периодов частотного заполнения. Поскольку на частотах выше 45 кГц ответы практически не зависели от длительности импульсов и, следовательно, от их суммарной энергии, можно было сделать вывод, что электрофизиологический ответ

тимпанальных органов совок определялся в первую очередь не суммарной энергией щелчка, а значением пиковой амплитуды акустического давления. На рис.21 приведены спектры трех типов равноамплитудных стимулов, на которые слуховые рецепторы давали практически одинаковую реакцию.

Как показал анализ результатов математического моделирования колебательных процессов на тимпанальной мембране (Лапшин, 1994), форма экспериментальных частотных характеристик при действии импульсных стимулов во многом определялась влиянием механических переходных процессов: при частоте несущей 40-100 кГц резкий передний фронт входного сигнала вызывал отклонение тимпанальной мембраны, максимальная амплитуда которого мало зависела от общей длительности стимула (см. рис.22). По-видимому, слуховые рецепторы реагировали именно на этот амплитудный выброс. Такое свойство тимпанальных органов совок может иметь значение в процессе эхолокации при восприятии нескольких отражений от предметов со сложным рельефом.

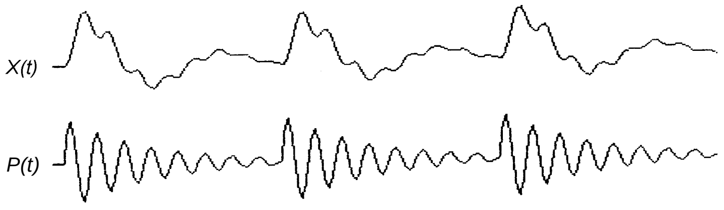


Рис.22. Реакция модели тимпанальной мембраны *X(t)* на последовательность затухающих щелчков *P(t)* с частотой заполнения $f = 5 \cdot f_0$, где f_0 - частота собственного резонанса мембраны.

На основании измерений чувствительности тимпанальных органов к щелчковым стимулам появилась возможность оценить радиус действия эхолокационной системы совок. Это расстояние оказалось очень небольшим - порядка 10 см (Жантиев и др., 1993). Однако анализ уже полученных к тому времени результатов поведенческих экспериментов (см. раздел 5.5) указывал на более высокую слуховую чувствительность лоцирующих бабочек (разница составляла 10÷15 дБ по сравнению с электрофизиологическими данными). Для выяснения причин этого несоответствия были предприняты дополнительные исследования, исходная цель которых состояла в определении качества частотного согласования излучающей и воспринимающей систем совок.

Ранее два американских исследователя, Филипп Каллахан и Тельма Карлисл экспериментально показали, что в ответ на акустическую стимуляцию происходит сокращение определённых мышц метаторакса, в свою очередь, вызывающих изменение натяжения тимпанальной мембраны. (Callahan, Carlysle, 1972). Наши собственные наблюдения поверхности ТМ при стимуляции интактных совок подтвердили этот эффект. **Так фактически была обоснована возможность динамической перестройки механических характеристик тимпанальной мембраны и, соответственно, всей слуховой системы в целом**. В этой связи следует отметить, что в большей части последующих работ, посвящённых акустическому взаимодействию летучих мышей и чешуекрылых, данные Каллахана и Карлисл не учитывались. Конечно же, возникает вопрос, почему информация, столь важная для понимания основ физиологии слуха ночных чешуекрылых, была проигнорирована большинством исследователей? Опираясь на собственный опыт проведения такого рода экспериментов, могу предположить, что результаты Каллахана и Карлисл другим авторам не удалось повторить, скорее всего, из-за специфики используемого ими наркоза и метода препаровки.

Основной объём экспериментальных данных о частотной избирательности периферической части слуховой системы чешуекрылых был получен в электрофизиологических экспериментах на наркотизированных животных. В ходе подготовки к опыту для обеспечения доступа к тимпанальному нерву проводится обширное вскрытие грудного отдела подопытного насекомого с последующим рассечением и удалением групп мышц и трахей (Lechtenberg, 1971). Вопрос, насколько результаты, полученные в подобных условиях, соответствуют реальным характеристикам слуха бабочек, просто не ставился.

Первый "сигнал" о том, что характеристики слуха интактных совок не соответствуют сложившимся представлениям, прозвучал в 1987 г. в статье Жантиева и Фёдоровой. Авторы применили методику тестирования ультразвуком бабочек, находящихся в условиях частично ограниченного полёта - в так называемой карусельной установке. В этих опытах в ответ на стимуляцию у совок *B. satura* были зарегистрированы двигательные реакции в виде быстрых изменений характера полёта. Опубликованная авторами усреднённая частотно-пороговая кривая содержала один минимум в диапазоне 50-70 кГц. В то же время аудиограммы, измеренные в электрофизиологических экспериментах по общепринятой методике на совках того же вида, характеризовались чётко выраженным понижением порогов в области 20-30 кГц. Расхождение электрофизиологических и поведенческих данных можно объяснить либо способностью бабочек к частотному анализу звука, либо сдвигом области максимальной чувствительности тимпанального органа в высокочастотную область. В свою очередь, подобный сдвиг мог возникнуть либо под влиянием условий полёта, либо в результате действия специальных физиологических механизмов, например, за счёт натяжения тимпанальной мембраны через коньюнктиву метаторакальными мышцами.

О влиянии условий полёта на функционирование слуховой системы в какой-то степени можно судить по данным измерений диаграммы направленности ТО в зависимости от положения крыльев подопытного насекомого (Payne et al., 1966). В этой работе крылья подопытных бабочек при очередном цикле измерений электрофизиологических порогов устанавливали в новом положении. Опыты показали, что дирекциональная характеристика тимпанального органа существенно зависит от фазы взмаха, причём эта зависимость различается для разных частот. При всей ценности таких измерений по-прежнему оставался открытым вопрос о правомерности экстраполяции результатов электрофизиологических экспериментов на реальные слуховые возможности интактных бабочек.

Дефицит поведенческих данных, можно объяснить отсутствием до недавнего времени адекватных методик для подобного рода измерений. Оценки поведенческих порогов, опубликованные в отдельных работах (Madsen, Miller, 1987; Жантиев, Фёдорова, 1988), отражают, скорее всего, физиологические характеристики слуховых рецепторов $\boldsymbol{A_2}$, которые, как известно, имеют на порядок более низкую чувствительность по сравнению с рецепторами $\boldsymbol{A_1}$. В свою очередь, попытки поиска поведенческих коррелятов активности клеток $\boldsymbol{A_1}$ строились на гипотезе Редера о бимодальной стратегии защитного поведения чешуекрылых в ультразвуковом поле летучих мышей. Согласно этой гипотезе совки при восприятии слабых ультразвуков, когда активны только одна или обе клетки $\boldsymbol{A_1}$ в каждом из тимпанальных органов, разворачиваются и летят в сторону от их источника (Roeder, 1962, 1964). Эта идея базируется на визуальных наблюдениях за свободно летавшими бабочками и, скорее всего, если и соответствует реальности, то в ограниченном наборе поведенческих ситуаций.

Для изучения частотно-пороговых характеристик совок нами дополнительно были разработаны три методики, две из которых позволяют измерять поведенческие пороги на акустические стимулы, а третья, электрофизиологическая, отличается от уже известных аналогов малым травматическим воздействием на подопытное насекомое и сохранностью структур, непосредственно окружающих тимпанальные органы. Результаты, полученные с использованием новых методов, заставили пересмотреть сложившиеся представления,

которые, по сути, принципиально не менялись с работ Редера и Трита шестидесятых годов прошлого века.

4.3.2. Аудиограммы интактных бабочек

Измерения частотно-пороговых характеристик (аудиограмм) должны базироваться на поведенческих методиках, позволяющих определять индивидуальные пороги интактных (т.е. неповреждённых) насекомых с точностью порядка 2 дБ. Такая точность возможна только при взаимной фиксации в пространстве излучателя акустических стимулов и объекта исследования. По этой причине все измерения порогов проводились на совках в условиях закреплённого полёта.

Фотография экспериментальной установки представлена на рис.23. Перед опытом бабочку приклеивали теплым воском к концу тонкого поводка механооптического датчика горизонтального смещения, позволяющего регистрировать маневры насекомого в горизонтальной плоскости. Бабочка в ответ на стимуляцию пыталась маневрировать. Эти попытки выражались в изменениях силы и направления аэродинамической тяги и, соответственно, вызывали отклонения поводка механического датчика от положения равновесия.
Излучатель акустических стимулов располагался сбоку от насекомого. Схема формирования стимулирующих сигналов приведена на рис.24. Сигналы представляли собой тональные посылки (пульсы) длительностью 2.5 мс, с фронтами нарастания и спада 0.5 мс. По опыту наших работ было известно, что насекомые активнее реагируют на прерывистые стимулы (в масштабе долей секунды), чем на монотонные (Лапшин, Воронцов, 2000а). Для повышения эффективности стимуляции тональные посылки были сгруппированы в четыре пачки со средней длительностью 0.2 с каждая, разделенные равными им по времени беззвучными промежутками. Чтобы не получать ложные зависимости порога от частоты из-за усталости бабочек или их адаптации к стимулам, последовательность предъявления частот меняли от опыта к опыту в произвольном порядке.

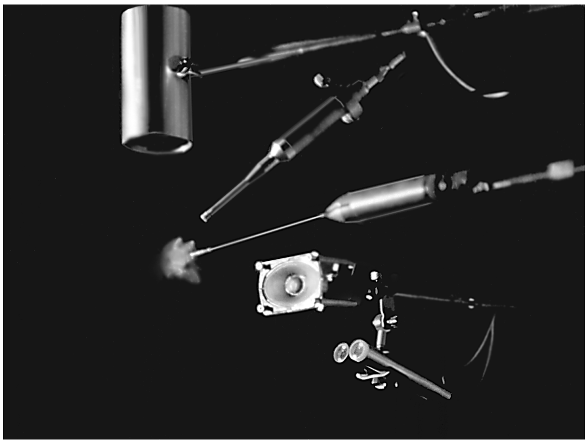


Рис.23. Фотография экспериментальной установки для исследования влияния положения крыльев бабочки на работу её слуховой системы. Бабочка укреплена на поводке механического датчика горизонтального смещения. Справа от бабочки расположен акустический излучатель, ниже которого в паре укреплены оптические излучатель и приёмник. С помощью оптической системы регистрировалось мгновенное положение крыльев летящего насекомого. Справа и выше бабочки расположен ультразвуковой микрофон, сверху - световой стробоскоп, с помощью которого можно было наблюдать положение крыльев насекомого в моменты акустической стимуляции.

Редер в своих публикациях неоднократно отмечал, что в условиях закреплённого полёта вероятность появления ответных реакций у совок не превышает 20%, тогда как в свободном полёте, регистрация двигательных ответов насекомых на ультразвук не представляет особых проблем (Roeder, 1967b; Roeder, 1969a). Низкий процент реакций затрудняет их выделение на фоне хаотических самопроизвольных движений. Более ранние попытки разрешить это противоречие не дали достоверных результатов (например, в работе Roeder, Fenton, 1973).

Основная проблема измерений слуховых порогов - выделение из непрерывного потока самопроизвольных манёвров летящих бабочек устойчивых поведенческих комплексов,

которые можно было бы использовать в качестве признака реакции насекомого на звук. Решение этой проблемы заняло у нас несколько лет, в результате были найдены три типовых набора признаков реакций.

Первый тип - раскачивание подопытной бабочки около положения равновесия на фоне прерывистой стимуляции и затем, уже после окончательного выключения стимула, смещение насекомого в сторону (эффект отдачи) (см. рис.25). Следует отметить, что размах таких смещений составляет доли миллиметра. Это обстоятельство потребовало увеличения общей чувствительности механического регистратора с введением системы стабилизации его исходного состояния.

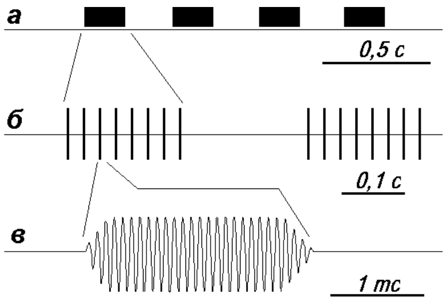


Рис.24. Стимулирующие сигналы: ***а*** - схематическое изображение цикла стимуляции; ***б*** - акустические пульсы, следующие с частотой взмахов крыльев насекомого (30÷40 Гц); ***в*** - осциллограмма одного пульса.

Придание стимулу ритмического рисунка на "макроуровне", т.е. периодическое включение и выключение стимуляции, позволило не столько увеличить вероятность ответов (хотя эффект был заметным), сколько облегчило последующую интерпретацию полученных осциллограмм двигательной активности, так как бабочки в полёте нередко начинали ритмично смещаться из стороны в сторону в такт с включением / выключением стимулов (см. рис.26, *а*).

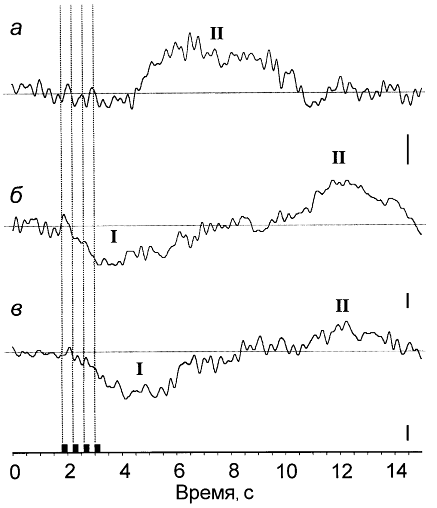


Рис.25. Осциллограммы двигательных реакций бабочки *A. pyramidea* в ответ на акустическую стимуляцию. Ответы получены в ходе одного опыта при разных амплитудах стимула: ***а*** – 26 дБ (порог), ***б*** - 28 дБ и ***в*** - 58 дБ; I - фаза реакции, II - фаза "отдачи". Электрический сигнал с выхода датчика смещения был подвергнут низкочастотной фильтрации. Черными прямоугольниками на оси времени обозначен цикл стимуляции по типу, изображенному на рис.24. Масштаб по вертикали на всех трех осциллограммах – 0.1 мм.

Второй тип реакций - изменение аэродинамического усилия в курсовом направлении. Наиболее характерная реакция на звук - притормаживание "полета" (отклонение осциллограммы вниз в первой фазе, рис.26, *б*). Впрочем, некоторые экземпляры давали прямо противоположную реакцию - увеличивали интенсивность полёта. На осциллограмме при этом наблюдался выброс вверх. Важно, что индивидуальная предрасположенность к тому или иному варианту манёвра у совок не менялась в ходе опыта. В этом контексте можно провести аналогию с данными исследований влияния акустической стимуляции на работу крыловых мотонейронов (раздел 4.1.4., Madsen, Miller, 1986): мотонейроны крыловых мышц в ответ на акустическую стимуляцию могли отвечать как повышением своей активности, так и её подавлением.

Третий тип реакций можно наблюдать только у акустически активных бабочек. Признаком поведенческого ответа на стимуляцию в этом случае является увеличение насекомым темпа эмиссии щелчков (см. рис.26, *в*). Необходимость использовать в опытах только активно щёлкающих бабочек является сильным ограничивающим фактором, но в случае успеха метод позволял уверенно регистрировать рекордно низкие пороги реакций совок на серии ультразвуковых посылок.

Наши предварительные измерения порогов у интактных бабочек в условиях закреплённого полёта не дали однозначных результатов: форма поведенческих частотно-пороговых кривых не совпадала с графиками, полученными в условиях электрофизиологических экспериментов (рис.27). Возможно, в поведенческих опытах не было учтено влияние переменного давления в тимпанальной полости, возникающее вследствие дыхания бабочки (тимпанальная полость связана с трахейной системой (Roeder, Treat, 1957)), или механической деформации торакса при маховых движениях крыльями. Ритмичное изменение подмембранного воздушного давления могло приводить к периодическому смещению частоты резонанса тимпанальной мембраны. Аналогичный эффект влияния давления воздуха в трахейной системе на параметры слуха был обнаружен ранее на саранче (Michelsen et al., 1990).

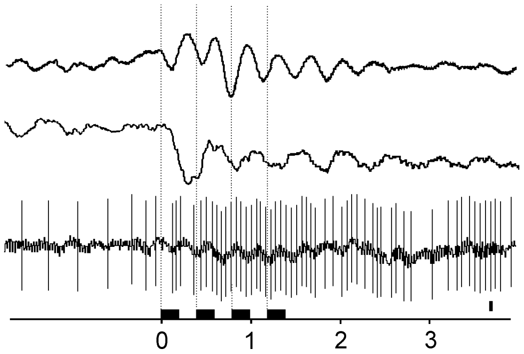


Рис.26. Примеры поведенческих реакций интактных совок в ответ на акустическую стимуляцию: ***а*** - раскачивание в горизонтальной плоскости, ***б*** - уменьшение аэродинамического тяги, ***в*** - учащение эмиссии щелчков. Непрерывные линии отражают смещение бабочки в горизонтальной плоскости. Вертикальные линии на фоне осциллограммы - моменты эмиссии бабочкой щелчков. По горизонтальной оси - текущее время с момента начала регистрации; черными прямоугольниками на оси времени обозначены периоды стимуляции. В правой части рисунка вертикальной чертой дан масштаб смещения насекомого (0.1 мм).

Было принято решение стабилизировать условия эксперимента - предъявлять бабочкам стимулы в виде коротких (2.5 – 3 мс) тональных посылок в заранее определённой фазе взмаха. Другими словами, тональная посылка поступала к подопытному насекомому в те временные интервалы, когда его крылья в процессе маховых движений находились в фиксированном угловом положении (Лапшин, Воронцов, 1999, 2000*в*).

Для решения этой задачи экспериментальная установка была дополнена оптическим датчиком (см. рис.23). Световой поток от его осветителя после отражения от поверхности крыла поступал на приемник. Сигнал с выхода приемника после преобразования формы поступал на устройство переменной задержки. Подстройкой времени задержки можно было обеспечить подачу акустических стимулов в определенной фазе цикла взмаха. Для визуального контроля положения крыльев бабочки в моменты стимуляции применяли стробоскоп. В опытах были использованы совки *A. pyramidea* и *B. satura*. На представителях первого вида проводилась основная часть экспериментов, второй вид в этой серии опытов использовали в качестве контроля. По нашим наблюдениям, совки *A. pyramidea*, издающие в лабораторных условиях щелчки, составляют небольшой процент от общего числа, поэтому в основной части поведенческих экспериментов в качестве признаков реакций на звук были использованы двигательные ответы бабочек по типу, представленному на рис.25.

Исходно для измерения частотно-пороговых кривых были выбраны три фазы взмаха:
1) крылья находились в верхней точке;
2) при горизонтальном положении крылья двигались вверх;
3) при горизонтальном положении крылья двигались вниз.

Выбор вариантов фаз взмаха в качестве условия для запуска стимула определялся следующими соображениями: эмиссия щелчков у совок наиболее вероятна при горизонтальном положении крыльев, причём излучение сигналов возможно как при их подъёме, так и при опускании (Жантиев и др., 1993). Для понимания логики согласованной работы излучающей и воспринимающей систем интересно было посмотреть частотные характеристики слуха совок в двух типичных для акустической эмиссии фазах взмаха. При положении крыльев в верхней точке у совок, как правило (но не обязательно), наблюдается шумовой всплеск с амплитудой порядка 60 дБ УЗД (раздел 3.4.). Этот шум занимает широкую полосу частот в ультразвуковом диапазоне (Waters, Jones, 1994). Естественно, возник вопрос, в какой степени призвуки полёта влияют на слуховое восприятие бабочек.

Результаты измерений акустических порогов летящих совок *A. pyramidea* дали больше вопросов, чем ответов. Как и следовало ожидать, форма аудиограмм оказалась зависимой от положения крыльев в моменты стимуляции (см. рис.28). Но в отличие от частотных характеристик тимпанального органа, поведенческие аудиограммы, измеренные в 1 и 3-й фазах взмаха, не содержали участков, неравномерность которых можно было бы однозначно расценить как результат действия механических резонансов тимпанальной системы. Наибольшее сходство с ранее опубликованными частотными характеристиками имели графики порогов, измеренных при горизонтальном положении движущихся вниз крыльев (фаза 2).

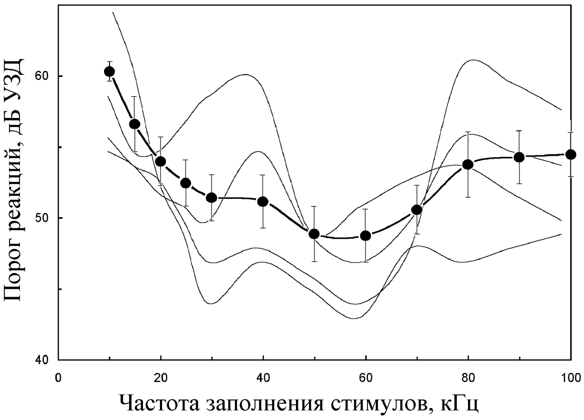


Рис.27. Результаты поведенческих опытов: широкая линия, отмеченная кружками, - усредненная аудиограмма; тонкие линии – примеры индивидуальных частотно-пороговых кривых. Указаны ошибки средних. Стимулы: серии тональных посылок длительностью 3 мс и периодом следования в серии 30 мс.

На всех индивидуальных кривых этой серии отчетливо выделялась область пониженных порогов в диапазоне частот 15-25 кГц (усредненный график – см. рис.28, *в*). На высоких частотах (выше 50 кГц) крутизна наклона поведенческих аудиограмм оказалась значительно меньшей по сравнению с графиками, полученными другими авторами на основании электрофизиологических данных (Agee, 1967; Surlykke, 1986; Madsen, Miller, 1987). Были обнаружены и другие странности в результатах. Максимальные значения порогов (60÷78 дБ УЗД) у совок *A. pyramidea* наблюдались в начале массового лёта этого вида (первые числа августа), а минимальные (17÷22 дБ УЗД) - ближе к концу того же месяца. На протяжении всего этого периода наблюдалось постепенное снижение регистрируемых порогов от экземпляра к экземпляру.

На следующий год по ряду причин работа была продолжена во второй половине августа.

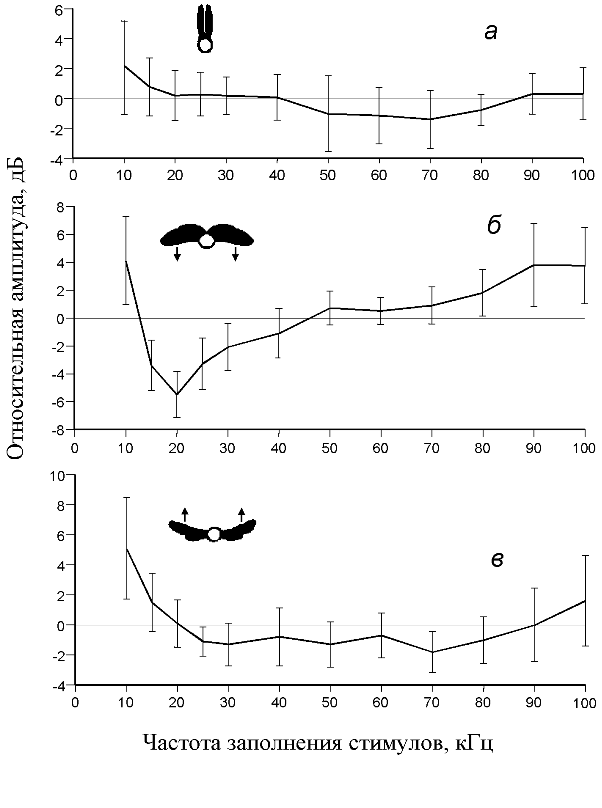


Рис.28. Нормированные частотно-пороговые характеристики, полученные при стимуляции бабочек в разных фазах цикла взмаха: ***а*** - крылья расположены в верхней точке (фаза 1), ***б*** - при горизонтальном положении крыльев и их движении вниз (фаза 2), ***в*** - при горизонтальном положении крыльев и их движении вверх (фаза 3). Вертикальными линиями указаны ошибки средних.

Измеренные пороги реакций совок *A. pyramidea* в первых же опытах сезона составляли 21÷34 дБ, что близко к значениям, зарегистрированным у бабочек в аналогичный день предыдущего года (24÷32 дБ). Несмотря на разброс индивидуальной чувствительности, характер связи формы аудиограмм и фаз взмаха сохранялся примерно одинаковым. Чтобы исключить влияние разброса индивидуальной чувствительности на оценку погрешности формы усреднённых частотно-пороговых графиков, при обработке результатов каждого опыта предварительно проводилось нормирование исходных данных

методом вычитания из значений порогов среднего арифметического от всех измерений, относящихся к одному эксперименту (см. рис.28).

В последующих экспериментах при двух частотах заполнения тональных стимулов, 20 кГц и 50 кГц были проведены более подробные измерения зависимости слуховых порогов от фазы взмаха (см. рис.29). На рисунке точке "0 дБ" соответствует порог, измеренный в фазе "a" (крылья бабочки в нижнем положении). Фаза "g" по положению крыльев соответствует фазе "a", но измерения в этой точке проводились последними в опыте и служили контролем стабильности порогов на интервале времени проведения эксперимента.

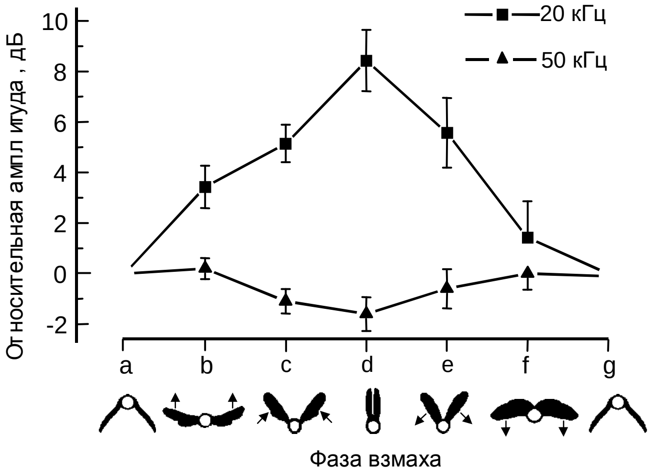


Рис.29. Зависимости поведенческих порогов от фазы взмаха в моменты стимуляции: ■ - при частоте запол нения пульсов 20 кГц, ▲ - при частоте 50 кГц. По горизонтальной оси в условных единицах отложена фаза взмаха, которая характеризуется определенным положе нием крыльев и направлением их движения. Под горизонтальной осью схематично изображено положение крыльев бабочек в каждой фазе, стрелками указано направление их движения. По вертикальной оси – изменение порогов относительно фазы **а**. Указаны ошибки средней.

У всех исследованных экземпляров совок при частоте несущей 20 кГц минимальные пороги оказались приурочены к положению крыльев в крайней нижней точке (фазы "a" и g" на рис.29), а максимальные пороги - к вертикальному положению крыльев (фаза "d").

При частоте заполнения стимулов 50 кГц в целом наблюдалась обратная тенденция по сравнению с предыдущей экспериментальной серией, т.е. относительное снижение порогов в фазе "d" (рис.29 , нижняя кривая). Однако этот эффект индивидуально оказался значительно менее стабильным. Как уже было упомянуто выше, тимпанальная мембрана (ТМ) может дополнительно растягиваться мышцами метаторакса (Callahan, Carlysle, 1972). Из этого факта прямо следует заключение, что частота резонанса ТМ есть величина переменная. Если бабочки способны перестраивать резонансную частоту не в такт с крыловыми взмахами, то аудиограммы в средней части частотного диапазона должны быть значительно более ровными по сравнению со "статическими" характеристиками ТО. Абсолютные пороги при этом могут оказаться соизмеримыми со значениями, характерными для области резонансного пика. Именно такие низкие пороги и были получены в наших экспериментах – 21÷34 дБ УЗД (в середине рабочего сезона).

Верхний график рис.29 (частота заполнения стимулов 20 кГц) имеет один максимум и один минимум - это признак того, что ТМ в течение всего периода взмаха оставалась однонаправлено натянутой, несмотря на возможную декомпрессию в подмембранной области при респирации. Роль дополнительной "пружины" для ТМ, скорее всего, выполняет лигамент (см. рис.16). Следовательно, если резонанс в наших опытах смещался от частоты 20 кГц (см. рис.28, *в*), то в одном направлении. Может быть, он сдвигался за пределы исследованного диапазона? Однако такое явление должно было существенно повлиять на тенденцию изменения порогов на краях частотных графиков. В частности, если бы резонанс мембраны сместился ниже 10 кГц, то пороги в низкочастотной части аудиограмм рис.28, *а* и рис.28,б понижались с уменьшением частоты по мере приближения к точке резонанса. Однако наши результаты дали прямо противоположную картину. Кроме того, такой сдвиг, приуроченный к определенной фазе взмаха, должен был привести к резкому подъему порогов в ультразвуковом диапазоне - это опять же не соответствует результатам наших

экспериментов (см. рис.29, нижний график). Скорее всего, значению резонанса 15÷25 кГц соответствует состояние минимального натяжения мембраны. Те же частоты резонансного снижения порогов наблюдались в условиях острого опыта у наркотизированных животных с поврежденной во время операции трахейной системой - "статические" аудиограммы (Agee, 1967; Surlykke, 1986; Madsen, Miller, 1987). Смещение резонанса выше 100 кГц маловероятно, так как столь широкий диапазон перестройки (от 20 до 100 кГц, т.е. в 5 раз) требует очень сильного растяжения мембраны.

Как уже было упомянуто выше, в области частот 60-70 кГц на форму аудиограммы ТО оказывает влияние ещё один резонанс (Adams, 1972; раздел 4.3.1.). Его действие должно резко возрастать на фоне сдвига резонанса тимпанальной мембраны "вверх". При этом может происходить общее "выравнивание" формы аудиограммы на средних частотах (30-70 кГц). Вместе с тем взаимодействием двух резонансных систем затруднительно объяснить высокую линейность графиков рис.28, *а, б* в областях 10 и 100 кГц.

4.3.3. Наблюдение процессов частотных перестроек слуховой системы акустически активных совок

Для объяснения существенных различий в результатах поведенческих и электрофизиологических опытов нами была выдвинута гипотеза, что совки могут периодически изменять частоту резонанса тимпанальной мембраны, причём процесс таких перестроек протекает во временных интервалах, жёстко не связанных с ритмом маховых движений летящей бабочки (Лапшин, Воронцов, 2000в).

Возможность экспериментальной проверки этого предположения определялась в первую очередь умением аппаратно регистрировать такие моменты времени ("точки отсчёта"), к которым слуховая система в процессе повторяющихся перестроек подходит с близкими значениями своих акустических параметров.

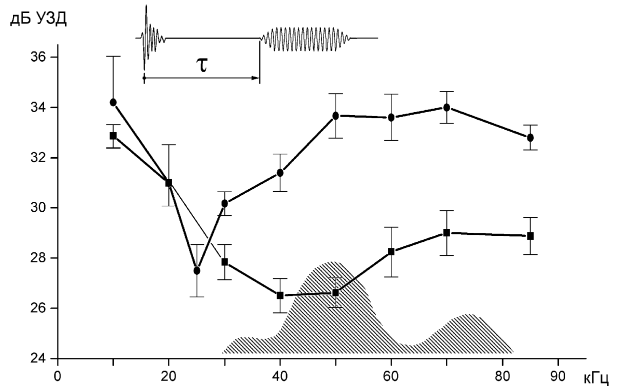


Рис.30. Частотно-пороговые характеристики совок *E. paleacea*, полученные при двух значениях задержек стимулов относительно собственных щелчков бабочек: задержка τ=1 мс (—■—) и τ=15 мс (—•—). По горизонтальной оси – частота заполнения стимулирующих посылок, по вертикальной – порог реакций. В верхней части рисунка дана схема вычисления задержки, в нижней части рисунка приведён пример спектра эхолокационного щелчка бабочки.

Из сопоставления частотно-пороговых графиков, измеренных в условиях острого опыта и наиболее типичных спектров щелчков совок видно, насколько велико наблюдаемое рассогласование характеристик излучающей и воспринимающей систем (см. рис.20). Естественно было бы предположить, что в моменты эхолокационного зондирования слуховая система интактных бабочек оптимизирована для восприятия собственных щелчков, отраженных от внешних объектов. Если это действительно так, то моменты регистрации зондирующих сигналов могут оказаться удобными "точками отсчёта" для изучения процессов перестройки параметров слуховой системы. Соответственно, спустя некоторое время после генерации щелчка можно было бы наблюдать другой режим частотной оптимизации слуховой системы бабочки.

Для проверки нашей гипотезы совкам *E. paleacea* предъявляли стимулы, следовавшие с малой задержкой (1 мс) после эмиссии собственного щелчка. Ответом бабочки на стимул (реакцией) считали существенное (в 2 и более раз) увеличение средней частоты эмиссии

собственных щелчков на фоне действия стимулов (1.4 с) по сравнению с предшествовавшей фоновой акустической активностью насекомого (см. рис.26, *в*; Воронцов, Лапшин, 2002).

На рис.30, (кривая "*а*") приведена усреднённая аудиограмма, построенная по результатам этих опытов. У всех исследованных экземпляров минимальные значения порогов располагались в диапазоне 40-50 кГц. С ростом частоты в диапазоне 50-70 кГц наблюдалось увеличение порогов, однако, на ещё более высоких частотах пороги уже мало зависели от частоты заполнения. В нижней части рис.30 приведён пример спектра щелчка совки. Близкое положение на частотной оси основного спектрального пика собственных сигналов совок и области максимальной чувствительности указывает на согласованность параметров акустической эмиссии и восприятия в моменты излучения щелчков.

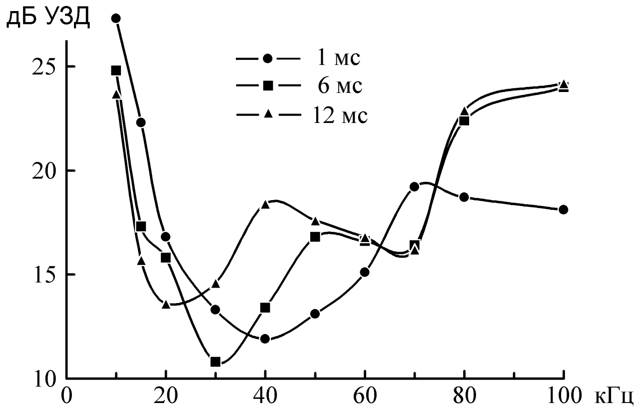


Рис.31. Частотно-пороговые характеристики совок *B. satura*, полученные при трёх значениях задержек стимулов относительно собственных щелчков бабочек (обозначения – в верхней части рисунка). По горизонтальной оси – частота заполнения стимулирующих посылок, по вертикальной – порог реакций.

Иная картина наблюдалась при стимуляции бабочек тональными посылками, задержанными относительно их собственных сигналов на 15 мс, т.е. на время, составляющее немного больше половины периода взмаха крыльями у совок данного вида.

При увеличении задержки основной минимум на аудиограммах наблюдался в диапазоне частот 25-30 кГц, т. е. оптимум чувствительности оказался сдвинутым "вниз" по сравнению с данными предыдущей экспериментальной серии на 25 кГц (см. рис.30, кривая *б*). Полученные частотно-пороговые характеристики оказались сходными по форме с аудиограммами, построенными по результатам электрофизиологических экспериментов (см. рис.20).

На совках *B. satura* было проведено аналогичное по смыслу, но более детальное исследование процессов перестроек слуховой системы (Лапшин, Воронцов, 2005*б*). В отличие от предыдущей серии опытов пороги регистрировали при трёх значениях задержки стимулов относительно собственных щелчков бабочек: 1 мс, 6 мс и 12 мс (интервал 12 мс примерно соответствует половине периода взмахов крыльями совок *B. satura*).

В целом, полученные результаты подтвердили способность совок перестраивать характеристики слуховой системы (рис.31). Минимум графика, соответствующего промежуточному значению задержки (6 мс, 30 кГц) располагался по частотной оси между двумя минимумами (20 и 40 кГц), соответствующими задержкам 12 и 1 мс. Последовательный сдвиг оптимума слухового восприятия вниз по частоте указывает на плавное протекание во времени этого процесса.

За время действия собственного щелчка (порядка 0.1÷0.2 мс) и следовавшего за ним короткого (3 мс) тонального пульса слуховая система совок не могла существенно изменить свои характеристики - слишком мало время, отпущенное на весь процесс, не более 4 мс. Для сравнения - латентный период регистрации электрофизиологического ответа на акустический щелчок на уровне тимпанального нерва составляет 3÷4 мс (см. рис.39, Лапшин, Фёдорова, 1996). Следовательно, **настройка тимпанального органа на более высокую частоту должна была предшествовать моменту генерации щелчка, из чего можно сделать вывод, что совки сканируют акустическое пространство по частоте в два такта: до и после акустической эмиссии.**

Остаётся пока открытым вопрос, с какой целью у совок происходит частотная перестройка слуховой системы? Если это явление рассматривать в рамках концепции защитного поведения от хищничества летучих мышей, то в подобной тактике поведения бабочек есть смысл: летучая мышь, обнаружив присутствие совки по её эхолокационному щелчку, немедленно начнёт облучать зондирующими сигналами место предположительного нахождения жертвы. Бабочке же за пользование эхолокацией надо "платить" повышенным вниманием к внешним звукам непосредственно до и после излучения собственного акустического импульса. Более подробно вопросы взаимодействия бабочек и летучих мышей будут рассмотрены в главе 7.

4.3.4. Электрофизиологический контроль процессов модификации частотной характеристики слуховой системы совок

Результаты поведенческих экспериментов в целом подтвердили нашу гипотезу о существенном влиянии на результирующую частотную характеристику динамических сдвигов по частоте резонанса тимпанальной мембраны. По данным Каллахана и Карлисл, дополнительное растяжение мембраны происходит за счёт мышечной деформации торакса (Callahan, Carlysle, 1972). В таком случае стимуляция торакальных мышц должна вызывать сдвиг резонанса тимпанальной мембраны в сторону более высоких частот.

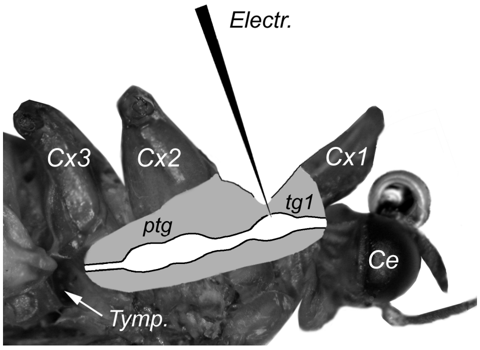


Рис.32. Схема отведения электрической активности от нейронов проторакального ганглия. *Electr.* – стеклянный микроэлектрод; *CxI, CxII, CxIII* – проторакальная, мезоторакальная и метаторакальная коксы, соответственно; *Tymp* – проход к тимпанальному органу; Ce – голова; *tg1* – проторакальный ганглий; *ptg* – птероторакальный нейромер (сросшиеся мезо – и метаторакальный ганглии).

Для контроля влияния мышечного тонуса на частотную характеристику слуховой системы бабочек была проведена серия электрофизиологических экспериментов, в которых отведение вызванной активности осуществлялось не от тимпанального нерва, а от слуховых интернейронов проторакального ганглия совок (см. рис.32). Методика позволяла свести к минимуму влияние повреждающих воздействий на подопытное насекомое. В работе были использованы совки *E. paleacea* и *B. satura*.

Форма измеренных частотно-пороговых характеристик в целом соответствовала аудиограммам, полученным ранее другими авторами при отведении активности слуховых рецепторов от тимпанального нерва. Аппликация 2 мкл 3М раствора KCl в гемолимфу метаторакса в течение нескольких минут приводила к сокращению прилежащих мышц и росту порогов на низких частотах (в диапазоне 10-30 кГц на 10÷14 дБ (Лапшин, Воронцов 2003б)). На частотах выше 60 кГц разница в порогах до и после введения хлорида калия была обратной, т.е. пороги понижались (см. рис.33). Аудиограммы, измеренные спустя примерно час после начала действия хлорида калия, занимали положение, промежуточное между зарегистрированными в исходном состоянии и на пике сокращения мышц метаторакса. Таким образом, с течением времени по мере снижения концентрации ионов калия в гемолимфе слуховая система постепенно возвращалась в исходное состояние.

По нашим наблюдениям, изменение формы аудиограмм по типу, изображённому на рис.33, возможно также самопроизвольно, т.е. без действия хлорида калия (Лапшин, Воронцов, 2003б, 2004). Самопроизвольные частотные перестройки до этого никогда не наблюдались при отведении активности от тимпанального нерва. В литературе, посвящённой слуху чешуекрылых, также не существует описаний аналогичных эффектов.

По динамике постепенного восстановления вызванного возбуждения интернейронов в начальной стадии экспериментов можно предположить, что работа ЦНС на фоне действия наркоза существенно нарушалась (в наших опытах использовался хлороформный наркоз). Спустя некоторое время (порядка 30÷40 минут) ответы нейронов на звук восстанавливались и в дальнейшем уже принципиально не менялись. Возможно, что в условиях собственных опытов Каллахан и Карлисл также имели возможность наблюдать эффекты перестроек механических резонансов тимпанального органа, но они не измеряли слуховые пороги (Callahan, Carlysle, 1972). Что же касается проблемы действия наркоза то в тексте их статьи это обстоятельство никак не отражено. Скорее всего, авторы наркоз вообще не применяли.

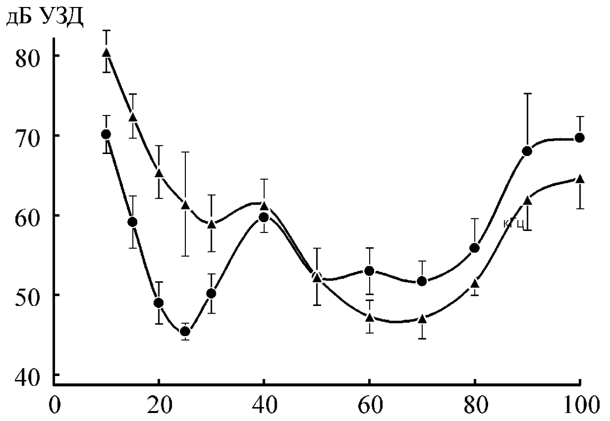


Рис.33. Усреднённые частотно-пороговые характеристики слуховых интернейронов проторакального ганглия совок *B. satura*, измеренные до аппликации хлорида калия (- ● -) и спустя 5 минут после аппликации (- ▲ -). По горизонтальной оси – частота заполнения стимулирующих посылок, по вертикальной – порог реакций.

Исследование математической модели тимпанальной мембраны показало, что разнонаправленные изменения слуховой чувствительности на низких и высоких частотах могут быть вызваны одновременным действием двух факторов: сдвигом частоты резонанса мембраны от 24 кГц до 48÷50 кГц и общим падением слуховой чувствительности примерно на 12 дБ. В свою очередь, уменьшение чувствительности, сопровождавшее перестройки в электрофизиологических опытах, можно объяснить образованием продольной складчатости на поверхности растянутой мембраны. Из данных поведенческих опытов с совками *E. paleacea* (см. рис.30) следует, что в реальности падение чувствительности при растяжении мембраны может и не происходить - пороги минимальны при малой задержке стимулов. Что же касается результатов с *B. satura* (см. рис.31), то некоторое повышение порогов при задержке стимулов 1 мс, скорее всего, было связано с действием шумов полёта, хотя нельзя исключить и влияние складчатости мембраны.

Дополнительно были проведены эксперименты для выяснения, насколько существенно влияют на форму измеряемых частотно-пороговых характеристик индивидуальные свойства интернейронов. Сопоставление данных, полученных при отведении от нейронов про- и мезоторакальных ганглиев либо в разных точках проторакального ганглия, не показало принципиальных различий в форме индивидуальных аудиограмм. Пороговые характеристики интернейронов, локализованных в различных ганглиях, либо совпадали, либо были смещены относительно друг друга по вертикали в пределах нескольких децибел. Эти наблюдения подтверждают гипотезу, согласно которой частотные параметры слуховой системы совок определяются исключительно свойствами тимпанальных органов (Boyan, Fullard, 1986).

Помимо эффекта динамической модификации частотной характеристики слуховой системы, первоначально обнаруженного в поведенческих экспериментах, результаты электрофизиологических опытов подтвердили наличие нескольких дополнительных резонансов, присущих слуховой системе совок. В районе 24 кГц после введения хлорида калия у большинства подопытных бабочек сохранялся частный оптимум чувствительности (см. рис.33 - область снижения порогов), у остальных экземпляров на индивидуальных аудиограммах в этом месте наблюдался перегиб, который также можно объяснить влиянием дополнительного резонанса. В одном опыте с *E. paleacea* на фоне высокой стабильности порогов удалось более подробно, с шагом по частоте 1 кГц измерить форму этого частного пика. Его форма оказалась колоколообразной, добротность по уровню 3 дБ от минимума составила 7÷9 при

высоте пика по его оси симметрии 11 дБ. Из этих наблюдений следует вывод, что низкочастотная зона пониженных порогов, которую считали следствием влияния резонанса тимпанальной мембраны, на самом деле определяется взаимодействием двух резонансных систем. Особенно ярко это взаимодействие было выявлено в серии эксперимен- тов, проведённых на совках *A. pyramidea*. Примерно у половины исследованных бабочек в области 15-25 кГц наблюдались две близко расположенные области низких порогов.

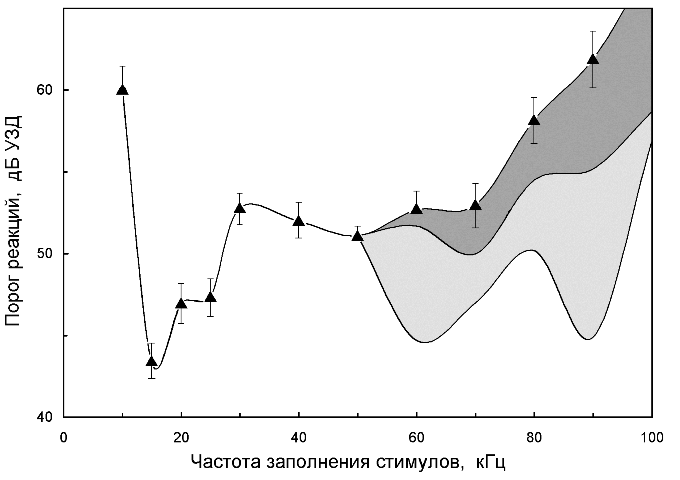


Рис.34. Усредненные аудиограммы, измеренные в условиях электрофизиологических экспериментов (*A. pyramidea*). Тёмно-серым цветом обозначена область между ветвью графика “верхнего” порога, (обозначен треугольниками) и средними значениями "нижнего" порога *Th*(н). Светло-серым цветом обозначена область между графиками средних и минимальных значений "нижнего" порога.

Наиболее стабильным по положению на частотной оси оказался минимум на 15 кГц, Частота второго минимума у разных экземпляров варьировала в диапазоне 25÷30 кГц. На суммарной аудиограмме (рис.34) ему соответствует уступ на 20-25 кГц. При неполном слиянии двух резонансов ширина результирующего пика существенно зависит от степени рассогласования их центральных частот. Поскольку добротность колебательной системы оценивается как отношение значения центральной частоты к ширине резонансной кривой, частичное несовпадение двух резонансов должно приводить к занижению оценки добротности результирующего "колокола" на частотно-пороговой кривой. Этим эффектом можно объяснить сильный разброс оценок добротности тимпанальной мембраны, полученных на разном экспериментальном материале.

4.3.5. Перестройки аудиограмм в высокочастотной части ультразвукового диапазона

В ходе регистрации активности слуховых интернейронов совок *A. pyramidea* в одном опыте было обнаружено ранее неизвестное явление: на высоких частотах (70-100 кГц) значения слуховых порогов, зарегистрированные при плавном уменьшении амплитуды стимулов, оказались существенно ниже по сравнению с порогами, измеренными при постепенном увеличении уровня стимуляции. В большинстве случаев эффект несовпадения порогов становился заметным спустя 30÷50 минут после начала эксперимента.

Весьма специфическим был характер ответов нейронов в зоне "неопределенности" между минимальным и максимальным значениями порогов. При постепенном уменьшении амплитуды стимулов в надпороговой области количество спайков в ответах постепенно уменьшалось, а затем, когда нейрон уже отвечал одним спайком, начинала снижаться вероятность ответа от 1 до 0 (рис.35, *а*). Латентный период реакций нейронов при уменьшении амплитуды стимулов монотонно увеличивался. В целом, ничего необычного в таком поведении исследованных нейронов не было, следует только отметить больший амплитудный диапазон существования одного спайка в ответе - 6 дБ - по сравнению с 3 дБ при регистрации активности слуховых рецепторов в тимпанальном нерве (Лапшин, Фёдорова, 1996) и резко выраженный порог (Th(н)=66 дБ УЗД на рис.35, *а*).

Однако если после исчезновения ответов на подпороговые сигналы амплитуду стимулов постепенно увеличивали, то выше найденного ранее порога нейрон не давал устойчивого ответа. Только иногда появлялись отдельные спайки или даже серии спайков. Подобная

эпизодическая активность могла сменяться полностью пассивными периодами, несмотря на то, что амплитуда стимуляции продолжала увеличиваться. Затем, при достижении второго, "верхнего" порога Th(в), за 0.2÷0.5 с происходил быстрый рост ответа до нескольких (3-4) спайков (см. рис.35, *б*). Во время переходного процесса латентный период ответа быстро уменьшался примерно на 1 мс, а затем начинал увеличиваться. Разница между "верхним" и "нижним" порогами индивидуально варьировала от нескольких дБ до 17 дБ.

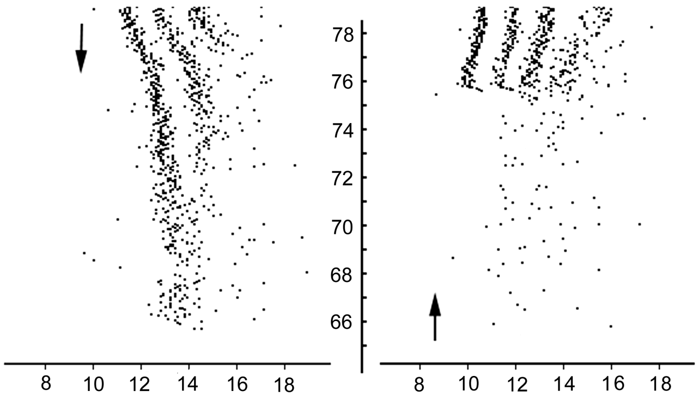


Рис.35. Распределение спайков в ответах слухового интернейрона проторакального ганглия при нисходящем (*а*) и восходящем (*б*) "лестничном" изменении амплитуды стимула. Точками обозначены отдельные спайки, стрелками - направление изменения амплитуды стимула. По горизонтальным осям - время в мс от начала действия тональной посылки в непрерывной последовательности (длительность посылки 5 мс, период следования 40 мс, частота заполнения 100 кГц); по вертикальной оси - пиковый уровень звукового давления в дБ УЗД. На каждой "ступеньке" лестницы, равной 1 дБ, проводилось по 40 однотипных предъявлений; каждая из диаграмм построена по результатам 600 предъявлений.

При непрерывной стимуляции на уровне " верхнего" порога среднее количество спайков в ответе на один пульс постепенно уменьшалось с трёх до двух. Одновременно латентный период ответа возрастал на 1÷1.5 мс. В обобщенном виде данные по разности между порогами D на различных частотах представлены на рис.34 (область в правой части рисунка, закрашенная серым цветом).

Частоты, на которых разность значений "верхних" и "нижних" порогов была максимальной, отличались от опыта к опыту: у одного экземпляра наиболее существенные различия наблюдались на частотах от 60 до 100 кГц. Перепады в выраженности эффекта на 90 и 100 кГц от опыта к опыту варьировали в пределах |D(90)-D(100)|= 2÷12 дБ.

По комплексу признаков: разнице между "верхним" и "нижним" порогами на близких частотах (например, на 90 и 100 кГц), величине этой разницы (до 17 дБ), отсутствию в большинстве случаев проявлений эффекта в области средних частот - можно предположить, что в ответ на предъявление высокочастотного сигнала в тимпанальном органе происходило смещение высокодобротного резонанса (или системы близко расположенных резонансов) из области, заведомо превышающей 100 кГц "вниз" по частоте, где его действие наблюдалось непосредственно.

О механизме перестройки высокочастотного резонанса можно делать определённые выводы, проанализировав динамику спайковой активности после достижения "верхнего" порога. На рис.35, *б* видно, что резкое увеличение ответа нейрона занимало вполне определенное время. Процесс настройки проявлялся в самом начале бурной реакции нейрона в виде закономерного уменьшения латентного периода. Такое явление очень сходно с "захватом" сигнала следящей системой. В процессе "захвата" частота резонанса сдвигается к несущей входного сигнала (система настраивается). Во внешнем проявлении настройка должна сопровождаться ростом силы ответа и уменьшением его латентного периода. Именно такой комплекс признаков наблюдался в наших опытах.

Для обнаружения такой системой сигнала необходимы также самопроизвольные, т.е. без внешнего воздействия, сдвиги резонанса в сторону низких частот. Только в процессе таких сдвигов могут появиться спайковые ответы рецептора A_1, необходимые для замыкания петли обратной связи через ЦНС.

"Затянутая" в сторону низких порогов область односпайковых ответов (см. рис.35, *а*) может быть следствием удержания (сопровождения) слуховой системой слабого сигнала с постепенной оптимизацией настройки на его несущую частоту. Случайная дестабилизация, возможно возникавшая под влиянием дыхательных движений подопытного насекомого, приводила к срыву процесса удержания сигнала и, как следствие, резкому исчезновению ответных спайков.

Предположительно, объектом механических перестроек является многорезонансная система упругих тяжей, включающая сколопариум, лигамент и тимпанальный нерв (Adams, 1972). Наблюдавшееся в одном опыте несовпадение порогов разностью 6 дБ на частоте 60 кГц, скорее всего, было следствием сдвига резонанса тимпанальной мембраны "вверх" по частоте примерно так, как это отображено на рис.33. По-видимому, необходимым условием наблюдения перестроек обоих типов в условиях острого опыта является снижение либо прекращение действия наркоза.

Ход экспериментальных кривых около точки 100 кГц подразумевает повышенную чувствительность совок к ультразвукам и за пределами исследованного диапазона. Можно с уверенностью предположить, что на частотах до 120 кГц значения порогов принципиально не отличались от измеренных на 100 кГц.

Остается пока невыясненным источник активности интернейронов в области между "нижним" порогом (порогом удержания) и "верхним" (порогом захвата). Эта активность эпизодически проявлялась в виде отдельных спайков или их групп. В другом масштабе времени моменты появления этих спайков тяготели к области латентных периодов слуховых ответов (см. рис.35, *б*). В этой связи можно предположить, что разряды возникали вследствие слабого возбуждающего притока с контрлатеральной части слуховой системы, которая в процессе собственных частотных перестроек в отдельные моменты времени могла оказаться более чувствительной по сравнению с ипсилатеральной стороной. Если принять эту гипотезу, то следует вывод, что обе симметричные части слуховой системы функционируют в определенной степени независимо.

Способность совок модифицировать частотную характеристику слуха в области 70 кГц и выше объясняет специфическое свойство большинства поведенческих аудиограмм: уменьшение наклона правых высокочастотных ветвей графиков или даже изменение его знака (см. рис.30, 31). По-видимому, в условиях острого опыта при отведении активности от тимпанального нерва перестройки такого рода не реализуется.

Таким образом, у совок в процессе эволюции сформировался акустический приемник, имеющий практически равномерную амплитудно-частотную характеристику в диапазоне от 10 до 100 кГц и более. Широкополоснось слуховой системы достигается за счет динамической перестройки резонансов, присущих механической части тимпанального органа. Следует отметить, что такой метод расширения диапазона воспринимаемых частот не приводит к пропорциональному увеличению уровня шумов, поскольку в каждый момент времени восприятие осуществляется преимущественно в пределах тех двух или нескольких резонансных полос, на которые "настроена" слуховая системы бабочек.

Имея возможность в течение нескольких десятков миллисекунд менять форму амплитудно-частотной характеристики входного акустического тракта, бабочки приобрели очень гибкий инструмент для оптимизации процесса восприятия сигналов самых разных типов, как моночастотных, так и широкополосных.

Поскольку слуховые рецепторы в составе тимпанального органа совок имеют одинаковые кривые частотной настройки, считается, что эти бабочки не способны к спектральному анализу акустических сигналов (Suga, 1961; Roeder 1966a; 1974; Surlykke, Miller, 1982; Fullard, 1988). Однако **если совки могут варьировать частоту резонанса тимпанальной мембраны, то возникает принципиальная возможность анализировать звуки по их частотному заполнению (так называемый последовательный анализ).**

4.3.6. Особенности спектральной чувствительности представителей других семейств Noctuoidea

С точки зрения сравнительного анализа физиологии слуховых систем ночных чешуекрылых наиболее интересны данные по хохлаткам (Notodontidae). Тимпанальные органы совок и хохлаток в целом гомологичны, но у хохлаток в каждом слуховом органе один слуховой рецептор (A), а не два (A_1 и A_2), как у совок.

Рецептор A хохлаток является анатомическим аналогом клетки A_2 совок, однако его максимальная чувствительность (для исследованного вида *Pheosia tremula* (Surlykke, 1984)) примерно равна чувствительности клетки A_1 симпатрического вида совок *Agrotis segetum* Schiff . (Surlykke, Miller, 1982).

У хохлаток в условиях острого опыта зарегистрированы минимальные пороги на частотах 40-45 кГц, т.е. на 20-25 кГц выше по сравнению с данными по симпатрическим совкам (например, см. рис.20). Сюрликк в своей работе никак не комментировала этот факт, что вызывает удивление. По-видимому, примитивность слуховой системы хохлаток (по сравнению с совками) выражается помимо меньшего количества акустических рецепторов ещё и в неспособности хохлаток модифицировать частотную характеристику тимпанальных органов - они постоянно "настроены" на одну частоту.

Согласно представлениям Фулларда параметры слуха ночных бабочек определяются критерием наиболее эффективного восприятия эхолокационных сигналов летучих мышей (Fullard, 1982). Тогда слуховая система хохлаток должна быть оптимизированной к восприятию ультразвуков в средней части частотного диапазона сигналов большинства симпатрических хищников. Это условие вроде бы действительно выполняется (Айрапетьянц, Константинов, 1970), но вопрос о биологическом значении слуха у хохлаток пока ещё нельзя считать окончательно решённым.

Исследования акустической чувствительности отдельных видов Notodontidae, перешедших к дневному образу жизни, дали противоречивые результаты: в одних случаях наблюдаются признаки слуховой дегенерации (в первую очередь, на высоких частотах), в то время как у других - параметры слуховой системы были сохранены в полной мере (Fullard et al., 1998). Из анализа формы аудиограмм, приведённых в этой работе, также можно сделать вывод, что у хохлаток с признаками слуховой дегенерации наблюдается также смещение оптимума слухового восприятия в сторону более низких частот.

Слуховая система медведиц (Arctiidae) по морфологии и частотным характеристикам наиболее близка слуховой системе совок (Fullard et al., 1997). Следует только отметить, что физиологические характеристики тимпанальных органов медведиц также были получены при отведении активности слуховых рецепторов на уровне тимпанального нерва.

4.4. Динамический диапазон слуховых сенсилл

Рецепторные клетки A_1 и A_2 имеют сходные частотные характеристики, но отличаются по динамическому диапазону акустического восприятия: при действии тональных стимулов пороги реакций клетки A_1 на 20÷30 дБ ниже, чем у клетки A_2 (Roeder, Treat, 1957; Suga, 1961).

Слуховые пороги клетки A_1 существенно растут с уменьшением длительности входного сигнала. Эта закономерность (см. рис.36) была подробно исследована в работе Сюрликк с соавторами на совках *A. segetum*. График на рис.36 имеет характерную точку перегиба при длительности стимула 25 мс, которую авторы назвали "временем интегрирования". В левой части графика пороговая кривая имеет линейный (при логарифмических отсчётах по обеим осям) подъем вверх с наклоном – 9 дБ / дек. Разница в чувствительности к стимулам

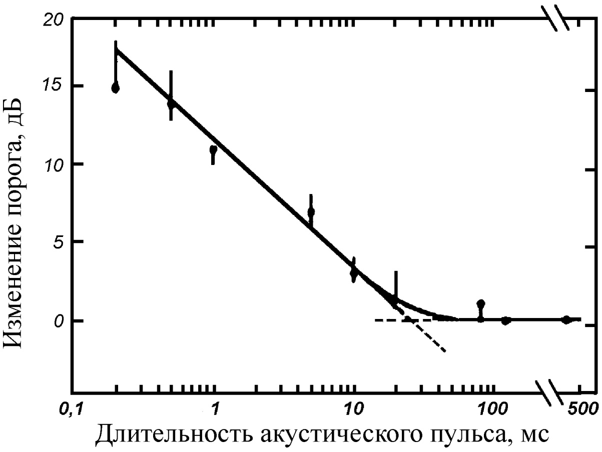


Рис.36. Зависимость порогов рецептора A_1 тимпанального совки *A. segetum* от длительности стимулирующих пульсов с частотой заполнения 40 кГц. Наклон кривой в области коротких длительностей составляет –9 дБ/ дек. При длительности стимулов более 30 мс пороги постоянны. Точки – усредненные данные экспериментов, вертикальные линии - среднеквадратичные отклонения. (Из работы Surlykke et al., 1988).

длительностью более 25 мс и коротким сигналам (110 мкс) составляла 18 дБ (Surlykke et al., 1988).

Амплитудно-динамические характеристики слуховых рецепторов также зависят от длительности стимулирующих сигналов (Adams, 1971; Perez et al., 1991). Адамс установил, что при действии тональных стимулов длительностью 20-60 мс амплитудная кривая рецептора A_1 совок *P. eridania* имеет S-образную форму (т.е. зависимость нелинейная). Насыщение ответа наступает при интенсивностях, превышающих порог на 50 дБ (*Th*+50) (*Th* - значение порога рецептора A_1). Средняя частота спайков в ответе рецептора может достигать 700 $с^{-1}$.

Зависимость частоты спайков в разряде рецептора A_2 от интенсивности, напротив, линейная, причем даже при уровне 100 дБ УЗД "насыщения" ответа не наблюдалось (Suga, 1961). Редер показал, что динамическая характеристика клетки A_2 имеет больший угол наклона к горизонтальной оси, чем аналогичная характеристика рецептора A_2 (Roeder, 1974).

Марта Перез и Франк Коро связывали эффект нелинейности верхней части амплитудной характеристики рецептора A_1 с тормозным действием клетки A_2 непосредственно в слуховом органе (латеральное торможение) (Perez, Coro, 1985). У двух исследованных этими авторами видов совок *Mocis latipes* и *Erebus odorata* график амплитудной характеристики клетки A_1 при интенсивности стимула более 60 дБ УЗД имел участок с отрицательным наклоном, т.е. увеличение громкости сигнала приводило к уменьшению средней частоты спайков в ответе. Порог чувствительности рецептора A_2 на 5 дБ меньше того уровня, на котором находится точка перегиба графика амплитудной характеристики клетки A_1. Для проверки гипотезы о латеральном торможении было проведено исследование влияния пикротоксина на возбудимость слуховых рецепторов (работа была проведена на представителях двух близких семейств Arctiidae и Noctuidae (Perez, Coro, 1986)). Пикротоксин является блокатором химической синаптической передачи.

У медведиц *E. pugione* (Arctiidae) рецептор A_1 после введения блокатора реагировал возрастанием импульсации в ответ на звуки высокой интенсивности, что можно интерпретировать как результат снятия торможения. Активность слуховых рецепторов *Spodoptera frugiperda* (Noctuidae) после введения блокатора не изменилась. Эти опыты дали

неопределенный результат и могут свидетельствовать о различии механизмов взаимодействия слуховых рецепторов у разных представителей надсемейства Noctuoidea.

Ещё одна проверка гипотезы о латеральном торможении была предпринята путем изучения динамических характеристик слуховой системы хохлаток (Notodontidae). Тимпанальный орган хохлаток содержит только один слуховой рецептор. Эти исследования показали немонотонный ход графика амплитудной характеристики: при высоких интенсивностях стимула происходило уменьшение уровня спайковой активности (Fullard et al., 1998). Авторы считают, что немонотонность амплитудной характеристики можно объяснить адаптацией и нелинейными эффектами, не привлекая гипотезу о латеральном взаимодействии рецепторов тимпанального органа.

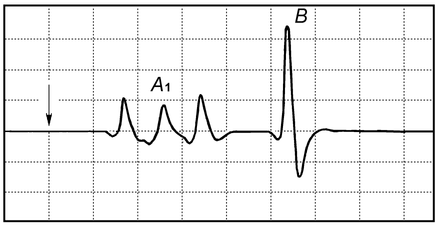


Рис.37. Осциллограмма ответа рецептора $\boldsymbol{A_1}$ (*A. perflua*) на акустический щелчок. Момент стимуляции отмечен стрелкой. "A_1" - спайки слухового рецептора, "*B*" – спайк ***B***-клетки. Отведение от тимпанального нерва. Размерность координатной сетки по горизонтали – 2 мс/дел., по вертикали – 50 мкВ/дел..

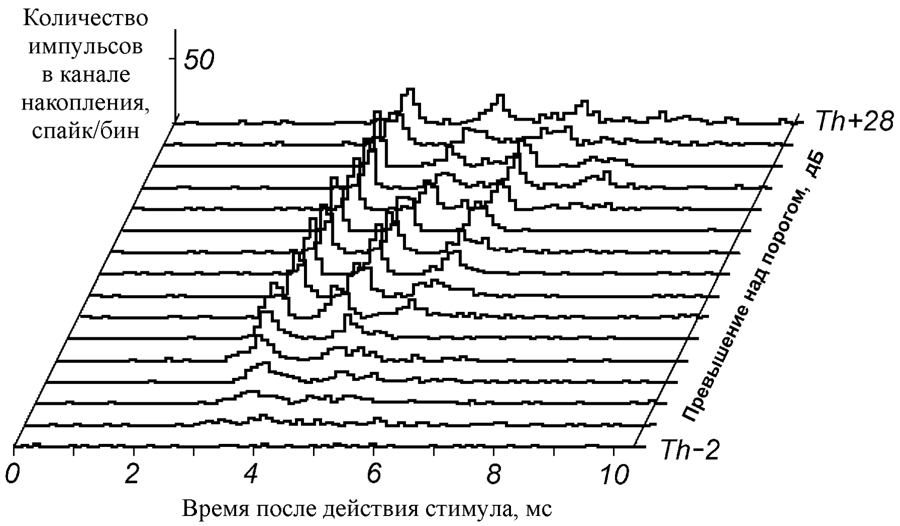


Рис.38. Постстимульные гистограммы ответов рецептора A_1 (*A. perflua*) на одиночные импульсные стимулы (Лапшин, Фёдорова, 1996). *Th* - пороговая амплитуда. Шаг дискретизации 0.1 мс/бин.

В экспериментах Адамса при действии коротких стимулов (<5 мс) "насыщение" в ответах рецептора $\boldsymbol{A_1}$ не наблюдалось. Автором был сделан вывод, что степень нелинейности амплитудной характеристики определяется не интенсивностью стимула, а величиной ответа (Adams, 1971). Возможными причинами "насыщения" могут быть изменения в ионной проводимости или концентрации на участках генерации рецепторных потенциалов или спайков.

Мы провели методически сходные эксперименты, но в качестве стимулов совкам *A. perflua* предъявляли короткие акустические сигналы, сходные с собственными щелчками бабочек (Лапшин, Федорова, 1996). При изучении влияния амплитуды стимула на реакции тимпанального органа уровень сигнала увеличивали дискретно с шагом 2 дБ, начиная с подпорогового уровня (*Th*-2) дБ (т.е. ниже порога на 2 дБ). В качестве критерия порога в нашей работе была принята вероятность появления спайка в ответе, равная 0.8. Величина порога рецептора $\boldsymbol{A_1}$ составляла в среднем *Th*=61 дБ УЗД. Пример осциллограммы ответа клетки $\boldsymbol{A_1}$ на одиночный щелчок представлен на рис.37. Результаты одного из опытов в виде семейства постстимульных гистограмм (ПСТГ) представлены на рис.38.

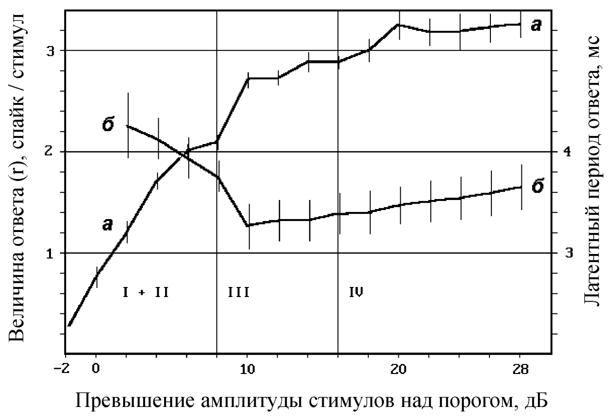


Рис.39. Зависимость величины ответа рецептора A_1 (коэфф. **r** –левая ось ординат) от амплитуды стимула (***а***) и график изменения латентного периода первого спайка в разряде рецептора (***б***, правая ось ординат). Зонами I+II, III и IV обозначены области наиболее быстрого роста вероятности появления соответственно 1 и 2, 3 и 4 спайков в электрофизиологических ответах. Указаны ошибки средних.

Из анализа зависимости среднего количества спайков в ответе рецептора от амплитуды щелчкового стимула (см. рис.39, а) верхнюю границу динамического диапазона рецептора A_1 можно принять равной (*Th*+20) дБ. В нашей работе в отличие от более ранних результатов Адамса (Adams, 1971) выше этого значения в ответах рецептора наблюдалось насыщение. В пределах ширины динамического диапазона 20 дБ (его нижняя граница равна порогу) кодирование амплитуды коротких сигналов в тимпанальном органе совок может осуществляться по 5 уровням (0-4 спайка). Однако реальное число уровней будет заведомо меньше из-за низкой (менее 0.6) вероятности появления четвертого спайка при действии стимулов высокой амплитуды.

4.5. Временно́е разрешение тимпанальных органов

Слуховая система лоцирующих бабочек должна обеспечивать восприятие отраженных сигналов от предметов, находящихся в непосредственной близости от насекомого, независимо от максимального радиуса чувствительности эхолокационной системы, в противном случае бабочка будет получать информацию от дальних предметов, ничего при этом не чувствуя вблизи. При сравнительно быстром полёте 1-1.4 м/с (20-28 габаритов насекомого в 1 сек.) (Лапшин, 1995) такая ситуация может привести к резкому снижению эффективности эхолокатора, так как бабочка будет "терять" преграду в процессе сближения.

Совки по сравнению с позвоночными животными, использующими эхолокацию, имеют значительно меньшие размеры (длина крыла совки среднего размера 25÷30 мм). Поскольку для нормальной ориентации минимальные дальности обнаружения предметов должны быть соизмеримы с габаритами самого животного, становится весьма актуальным вопрос о способности бабочек воспринимать эхо с малых расстояний (3-20 см), которым соответствуют задержки эха порядка 0.18-1.2 мс. Известно, что пользующиеся эхолокацией млекопитающие (например, дельфины) такой способностью обладают (Супин, Попов, 1985).

4.5.1. Время затухания свободных колебаний тимпанальной мембраны

В момент эмиссии щелчка сильный акустический удар вызывает возмущение тимпанальной мембраны, которая затем будет совершать затухающие колебания. Для последующего восприятия эха важно, чтобы к моменту его прихода амплитуда колебаний мембраны, возбужденной собственным сигналом насекомого, была меньше величины отклика от полезного (отражённого) сигнала.

Будем считать, что тимпанальная мембрана - линейная система, в этом случае, определенному уровню звукового давления можно пропорционально соотнести амплитуду деформации мембраны. После окончания внешнего воздействия колебания затухают экспоненциально с постоянной времени $\boldsymbol{\tau}$. Для оценки времени успокоения мембраны (t) до

подпорогового уровня надо знать начальный и конечный уровень звукового давления, причём последний принимаем равным порогу (*Th*).

Приближенную оценку начального уровня сигнала на входе тимпанального органа, т.е. амплитуды собственного сигнала можно сделать, предположив, что грудь бабочки представляет собой сферический излучатель, для которого характерна гиперболическая зависимость акустического давления от дальности (Лепендин, 1978). Исходя из этого допущения, амплитуду сигнала, действующего на тимпанальную мембрану, можно выразить соотношением:

$P=P\text{o}+20\ \lg(a/b)$, дБ, 1.

где $P\text{o}=76\div94$ дБ УЗД - измеренное акустическое давление собственных сигналов совок на расстоянии $a=20$ мм (Жантиев и др., 1993), $b=3$ мм - усредненный радиус кривизны торакса бабочки. При $P\text{o}=76$ дБ УЗД амплитуда, действующая на мембрану, равна: $P=93$ дБ УЗД или $P=Th+60$ дБ УЗД (при $Th=33$ дБ УЗД); соответственно, при $P\text{o}=94$ дБ УЗД значение $P=111$ дБ УЗД или $P=Th+78$ дБ УЗД.

Время успокоения свободных колебаний мембраны до порогового уровня можно выразить соотношением:

$t= \tau\ (P\text{-Th})/(20\ \lg(e))+t$, с, 2.

где $e=2{,}71828$, $t\text{c}=100$ мкс - средняя длительность щелчка. Так как колебания мембраны являются входным сигналом для клетки $\boldsymbol{A_1}$, то минимальный период нечувствительности этого рецептора к излучаемым импульсам должен определяться величиной *t*.

Исследования механических реакций мембраны на щелчки ранее были проведены при помощи лазерного виброметра Петером Шиолтеном с соавт. (Schiolten et al., 1981). По их данным постоянная времени мембраны $\tau=61$ мкс, однако эта оценка получена без учёта переменности частоты её резонанса.

Постоянную времени затухания можно определить также по ранее полученным аудиограммам. В этом случае непосредственно из графиков определяются частота резонанса *f*о и добротность *Q* (Лапшин, 1994). Постоянную времени затухания можно рассчитать по формуле

$\tau= Q/(\pi f\text{o})$, с, 3.

при $Q=2$ и $f\text{o}=45$ кГц получаем $\tau=14$ мкс (Воронцов, Лапшин, 2002).

Рассчитанное по формуле (2) время успокоения может варьировать в зависимости от начальной амплитуды щелчка в диапазоне $t=200\div230$ мкс, т.е. **возможности механической части тимпанального органа совок допускают восприятие эха с расстояний порядка 3 см и более (с дистанции, примерно равной длине крыла насекомого).**

Если частота резонанса тимпанальной мембраны была бы равна 20 кГц, как это следует из экспериментов с регистрацией активности рецепторов от тимпанального нерва (см. рис.20), то время успокоения составило $t=320\div390$ мкс, соответственно, $D\text{m}=5.3\div6.5$ см. Такое увеличение радиуса зоны нечувствительности эхолокационной системы неизбежно должно привести к существенному снижению вероятности обнаружения препятствий в ближней зоне.

4.5.2. Реакции рецептора A_1 на парные импульсы

Временное разрешение слуховых рецепторов влияет на способность эхолокационной системы раздельно различать несколько предметов в глубину пространства. Оценка этого параметра была проведена при изучении электрофизиологических ответов на уровне тимпанального нерва совок *A. perflua* (Лапшин, Фёдорова, 1996).

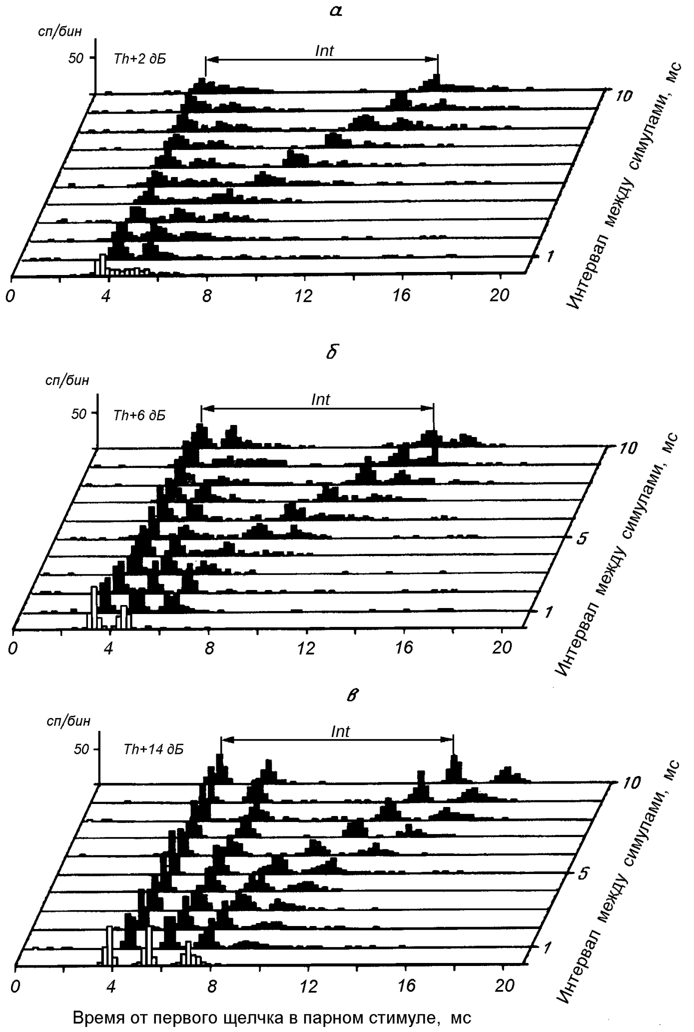


Рис.40. Постстимульные гистограммы (ПСТГ) ответов рецептора A_1 (*A. perflua*) на парные щелчковые стимулы: ***а*** - при амплитуде щелчков *Th*+2, ***б*** - *Th*+6 и ***в*** - *Th*+14. Гистограммы на переднем плане - ПСТГ на одиночные щелчки той же амплитуды. По вертикальной оси - количество спайков в одном канале накопления (спайк / бин). ***Int*** - интервал между разделёнными ответами рецептора A_1.

При стимуляции парными щелчками, следующими с интервалом *T*=0.15-1 мс, количество пиков на постстимульных гистограммах ответов рецепторов увеличивалось во всех случаях на единицу по сравнению с реакциями на одиночные щелчки той же амплитуды (см. рис.40). Изменение интервала *T* в этом диапазоне не влияло заметным образом на временную структуру электрофизиологического ответа рецепторов. По-видимому, увеличение числа спайков в разрядах рецептора при таких условиях стимуляции определялось временной суммацией реакций от двух последовательно действовавших раздражителей. Аналогичный ответ клетки A_1 можно было получить, воздействуя на препарат одиночными щелчками с большей амплитудой (+3÷6 дБ).

При *T*>3 мс ответы на ПСТГ разделялись на две обособленные группы, интервал между которыми (*Int*) увеличивался с ростом *T*. При *T*>5 мс зависимость между величинами *Int* и *T* можно считать близкой к линейной.

При амплитуде стимулов в диапазоне (Th+6)-(Th+8) дБ процесс разделения электрофизиологических ответов имел свои особенности: при *T*=3 мс увеличивалась дисперсия третьего пика гистограммы (см. рис.40, *б*), при *T*=4 мс появлялись признаки четвертого пика, который приобретал более четкую форму после разделения ответов на каждый щелчок в паре при *T*>5 мс.

Сходным образом происходило разделение ответов рецептора A_1 при большем уровне стимула (Th+14) дБ. Различия в основном наблюдались в динамике изменения формы четвертого пика: распределения при больших интенсивностях он был явно выражен при всех значениях *T* (см. рис.40, *в*).

Временнóе разрешение слухового рецептора в наших опытах мало зависело от амплитуды сигнала и составляло в среднем 4 мс (начало разделения ответов). Это значение несколько больше величины различимого временного интервала, полученного ранее (2.5 мс - Surlykke

et al., 1988). Метод, использованный авторами этой работы, был основан на статистическом анализе распределения спайков рецептора A_1 на фоне амплитудной модуляции белого шума. Однако Якоб Тугард (Tougaard, 1996), применив методику сходную с нашей, получил более близкие значения - временное разрешение порядка 3÷4 мс.

4.5.3. Реакции рецептора A_1 на импульсы с убывающей амплитудой

В свете поставленной задачи необходимо было выяснить, как меняется временное разрешение рецепторов в том случае, когда амплитуда первого импульса значительно превышает пороговое значение (например, в 10 раз и более).

Значения амплитуды первого (кондиционирующего) и второго (тестирующего) импульсов в парном стимуле были выбраны таким образом, чтобы первый вызывал ответ рецептора A_1, состоящий из нескольких спайков (амплитуда стимула 85-90 дБ УЗД), тогда как второй, будучи на порядок меньше первого, вызывал устойчивый ответ рецептора в надпороговой области (например, 65 дБ УЗД).

При интервале T<7 мс добавление тестирующего щелчка не привело к существенным изменениям в ответах рецептора. При T=8 мс в ответе появлялся дополнительный спайк как реакция на тестирующий щелчок, причем интервал между ним и первым спайком был равен T. По-видимому, это повторное возбуждение рецептора оказывалось возможным после завершения процессов, определяющих рефрактерность рецептора.

4.5.4. Ответы слуховых интернейронов проторакального ганглия на парные щелчки

Исследование ответов слуховых интернейронов на парные щелчки дало широкий спектр вариантов временных разрешений. Наиболее общая и ожидаемая тенденция состояла в том, что меньшим латентным периодам ответа нейрона на первый щелчок соответствовали меньшие минимальные интервалы временного разрешения. В целом нейроны демонстрировали тенденции в ответах, близкие уже описанным ранее на уровне тимпанального органа, но для нас наибольший интерес представляли результаты, существенно расходящиеся с данными по слуховым рецепторам.

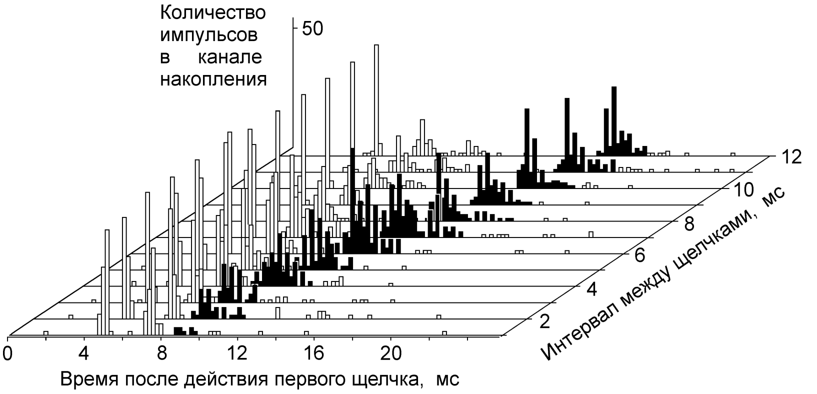


Рис.41. Постстимульные гистограммы (ПСТГ) ответов слухового интернейрона проторакального ганглия совки (*A. pyramidea*) на парные щелчковые стимулы с амплитудой 90 дБ УЗД (первый щелчок) и 67 дБ УЗД (второй щелчок). Гистограммы, в которых просуммированы реакции нейрона на второй, меньший по амплитуде щелчок, окрашены в чёрный цвет. Каждая гистограмма построена по результатам 100 однотипных предъявлений

На рис.41 представлено семейство гистограмм, построенных по ответам нейрона проторакального ганглия совки *A. pyramidea* на последовательность парных щелчков. В этом опыте кондиционирующий щелчок по амплитуде в 14 раз превышал тестирующий (амплитуды, соответственно, 90 и 67 дБ УЗД). Период следования парных стимулов в ходе опыта не менялся и составлял 50 мс. Несмотря на существенную разницу уровней двух щелчков в паре, заметные изменения в распределении спайков наблюдались уже при переходе от интервала 1 мс к интервалу 2 мс, а при интервале 4 мс и более ответ распадался

на две группы, причем момент появления второй группы спайков определялся значением интервала между щелчками.

Эта же тенденция наблюдалась в другом опыте при действии на препарат последовательность пар высокоамплитудных стимулов (90 дБ УЗД).

При суммарных отведениях от слухового нейропиля неоднократно была зарегистрирована активность двух нейронов, один из которых начинал регулярно отвечать при увеличении интервала между щелчками 1.5 мс и более (на рис.42, в соответствующий ему спайк, имевший большую амплитуду, обозначен стрелкой). **Следовательно, в ЦНС совок поступает информация о втором щелчке в парном стимуле, даже при весьма неблагоприятных условиях, когда амплитуда второго щелчка на порядок меньше первого.**

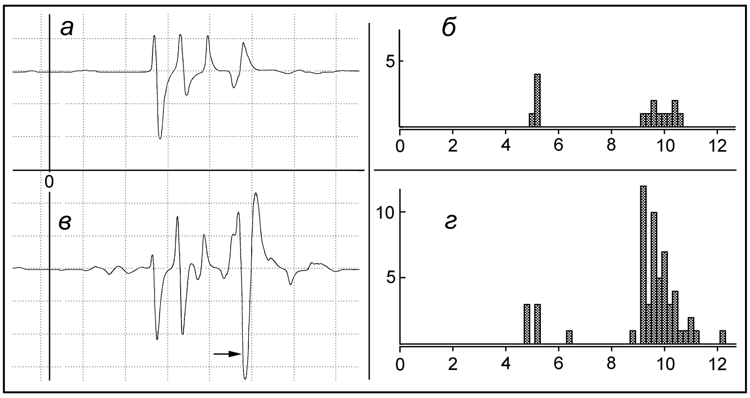


Рис.42. Осциллограммы и постстимульные гистограммы, полученные при двух значениях интервалов между кондиционирующими (90 дБ УЗД) и тестирующими (70 дБ УЗД) щелчками: ***а, б*** - интервал между щелчками 1 мс и ***в, г*** – 2 мс. Гистограммы построены для спайков большей амплитуды (на осциллограмме "***в***" указан стрелкой). При увеличении интервала между щелчками от 1 до 2 мс возрастает вероятность генерации высокоамплитудных спайков. Осциллограммы: размерность координатной сетки по горизонтали – 2 мс/дел., по вертикали – 100 мкВ/дел., точка "0" –начало действия первого щелчка. Гистограммы: по горизонтальным осям – время (мс) от начала первого щелчка, по вертикальным осям – число импульсов в канале накопления шириной 0.2 мс. Каждая гистограмма построена по результатам 100 предъявлений однотипных стимулов. Отведение от слухового нейропиля первого грудного ганглия совок *A. pyramidea*.

Эти данные можно пока рассматривать как предварительные, поскольку они принципиально расходятся с представлениями, базирующихся на результатах анализа ответной активности в тимпанальном нерве (см. предшествующие разделы). Можно предположить, что столь существенное различие эффектов, регистрируемых при отведении активности от тимпанального нерва и интернейронов проторакального ганглия, определяется информацией, параллельно приходящей в ЦНС двумя путями: ипси - и контрлатеральным по отношению к источнику звука. Различия в амплитуде сигналов на входах двух слуховых каналов могут служить базой для более изощренного анализа поступающей акустической информации, позволяющего выделять сложную временную структуру входных сигналов с миллисекундным разрешением. При этом динамическая подстройка акустических порогов со стороны ЦНС может осуществляться таким образом, чтобы формирование реакций слуховых рецепторов в каждом из каналов обеспечивало наибольшую информативность.

4.6. Возможные механизмы восприятия эха

Исходя из анализа результатов электрофизиологических экспериментов можно сделать заключение, что эхолокация с малых дистанций (порядка 3-5 см) возможна только при том условии, если слуховые рецепторы бабочек не будут реагировать на собственные щелчки насекомого. В противном случае эхо возвратится к тимпанальному органу в период рефрактерности рецепторов. В несколько другой формулировке это требование звучит так: сильные акустические сигналы должны подавлять ответную активность рецепторов. Скорее всего, основным действующим фактором (отличительной особенностью) собственного щелчка является сильный вибрационный удар, распространяющийся по кутикуле от места генерации к тимпанальному органу. За счёт большей скорости распространения звука в твёрдой среде действие вибрационного импульса будет опережающим и может оказаться значительно сильнее звукового компонента. Воздействие на слуховые рецепторы начнётся с момента выхода вибрационной волны на внутреннюю поверхность тимпанальной камеры.

При исследованиях ответов механорецепторов (клеток Пачини) на сильную деформацию механорецептора Ильинский (1967) наблюдал гиперполяризацию рецепторной мембраны. Помимо эффекта гиперполяризации, Ильинским было описано ещё одно важное наблюдение: латентный период электрического ответа клетки Пачини уменьшался в 3 раза по сравнению с задержкой ответа на более слабые механическое воздействие. Такое изменение латентного периода указывает на резкое уменьшение постоянной времени мембраны (произведение ёмкости на сопротивление мембраны) и, следовательно, её электрического сопротивления. Снижение электрического сопротивления, в свою очередь, проще всего объяснить активацией дополнительных ион-селективных каналов. Ионные токи (скорее всего, K^+ и / или Cl^- в сумме вызывают гиперполяризацию мембраны и местное "закорачивание" деполяризующих токов. Уменьшение постоянной времени мембраны способствует также более быстрому протеканию процессов восстановления нормальной чувствительности слухового рецептора после воздействия собственного щелчка.

Можно предположить, что клетка A_1 тимпанального органа совок имеет два физиологических порога: первый, или нижний, порог регистрируется по началу возрастания спайкового ответа на акустическую стимуляцию (см. рис.38, 39), тогда как второй (верхний) - характеризуется началом подавления ответа рецептора на стимулы, превышающие нижний порог на порядок или более.

4.7. Функции *B*-клетки

В импульсном эхолокаторе отсчет времени запаздывания эха производится от момента генерации собственного сигнала. Вместе с тем, необходимым условием для реализации такого типа локатора является подавление реакции приемного устройства на собственный сильный зондирующий импульс (см. раздел 4.3.3.). **Следовательно, для регистрации момента эмиссии щелчка необходим специальный неслуховой рецептор.** Такой рецептор мог бы обладать следующими свойствами:

- реагировать на механическую деформацию кутикулы, но не реагировать на звук;
- находиться в непосредственной близости от тимпанального органа;
- иметь проекции в ЦНС в зоны обработки слуховой информации.

Этим условиям в наибольшей степени отвечает крупный униполярный нейрон, названный ***B***-клеткой (Roeder, Treat, 1957). Тело этого нейрона лежит в области Bügel (склерита в стенке тимпанальной полости) (см. рис.16) в непосредственной близости от слуховых рецепторов. Клетка ***B*** механически не связана с тимпанальной мембраной.

Исследования морфологии рецепторов тимпанального органа совок (*A. segetum*) показали, что в птеро - и проторакальном ганглиях аксоны ***B***-клетки и наиболее чувствительного слухового рецептора A_1 распространяются краниально практически параллельно друг другу

и в пределах грудных ганглиев образуют очень сходные ветвления (Surlykke, Miller, 1982; см. раздел 4.1.2.), что указывает на участие ***B***-клетки в процессе обработки акустической информации в центральной нервной системе.

Частота разрядов клетки ***B*** может меняться от 1 до 300 $с^{-1}$ (Roeder, Treat, 1957; Lechtenberg, 1971), но обычно составляет 10÷20 $с^{-1}$. Динамика спонтанных разрядов нейрона не зависит от видовой принадлежности бабочки, не изменяется в течение суток и не коррелирует с активностью аналогичной клетки из контрлатерального тимпанального органа (Treat, 1959; Treat, Roeder, 1959).

До наших исследований функциональное назначение ***B***-клетки не было определено, несмотря на то, что её спонтанную активность регистрировали уже при первых электрофизиологических исследованиях тимпанального нерва (Haskell, Belton, 1956). По данным Трита и Редера нейрон ***B*** не реагирует на звук, но на динамику его импульсации влияет изменение механического напряжения кутикулы около тимпанального органа (Roeder, Treat, 1957; Treat, Roeder, 1959). Авторы высказали предположение, что эта клетка выполняет функцию проприоцептора задних крыльев. Однако Рихард Лехтенберг не обнаружил изменений в частоте импульсации клетки ***B***, связанных с движением крыльев совок, находившихся в закрепленном полёте (работа была проведена на представителях нескольких видов). Им же было показано, что акустическая стимуляция при определенных условиях вызывает тоническое уменьшение средней частоты импульсации клетки ***B***. По предположению Лехтенберга, взаимодействие между слуховыми рецепторами и клеткой ***B*** осуществляется в самом органе слуха (Lechtenberg, 1971).

Чтобы разобраться в столь противоречивых сведениях, мы поставили цель исследовать реакции клетки ***B*** тимпанального органа на механическую деформацию склеритов метаторакса у представителей надсемейства Noctuoidea: совок (Noctuidae) и медведиц (Arctiidae), а также на собственные щелчки бабочек. Для решения последней задачи необходимо было активировать механизм эмиссии непосредственно в электрофизиологическом эксперименте. У совок разрыв механизма сцепления сопровождается сильным сотрясением тела насекомого, из-за чего зарегистрировать электрическую активность в тимпанальном нерве в этот момент весьма проблематично. У медведиц акустический генератор тимбального типа расположен на метэпистернах (Blest et al., 1963). Осторожно надавливая на поверхность тимбала, можно получить щелчок в момент скачкообразного прогиба кутикулы. До сих пор ещё не было известно, как рецепторы слухового органа бабочек (клетки $\boldsymbol{A_1}$, $\boldsymbol{A_2}$ и ***B***) реагируют на такой щелчковый стимул.

4.7.1. Активность рецепторов тимпанального органа совок на фоне деформации торакальных склеритов

В первой серии опытов (Лапшин, Фёдорова, 2000) было проведено исследование модуляции активности рецепторов тимпанального органа совок *B. satura* на фоне периодической деформации различных склеритов торакса: метэпистерна, метэпимера, коксы, основания заднего крыла, а также при движении крыла под воздействием механического толкателя. Средняя частота спонтанной импульсации клетки ***B*** у разных экземпляров варьировала в пределах 12.5÷20 $с^{-1}$ (период 50÷80 мс). Пример гистограммы межимпульсных интервалов клетки ***B*** приведен на рис.43, *Bs*. Спонтанные разряды слухового нейрона $\boldsymbol{A_1}$ следовали внешне случайным образом со средней частотой 15÷40 $с^{-1}$.

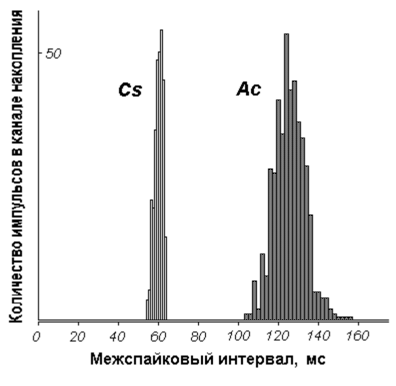


Рис.43. Гистограммы межспайковых интервалов клетки ***B***: ***Bs*** - *B. satura*, 300 интервалов; ***Ac*** - *A. caja*, 400 интервалов.

При механической стимуляции разных точек торакса характер реакций клетки ***B*** оказался сходным у всех подопытных насекомых. В качестве примера на рис.44, *а* приведена гистограмма распределения спайков: при надавливании на склерит штока механического стимулятора сначала наблюдалась фазная составляющая ответа (в пределах первых 100÷200 мс), а затем его тоническая часть.

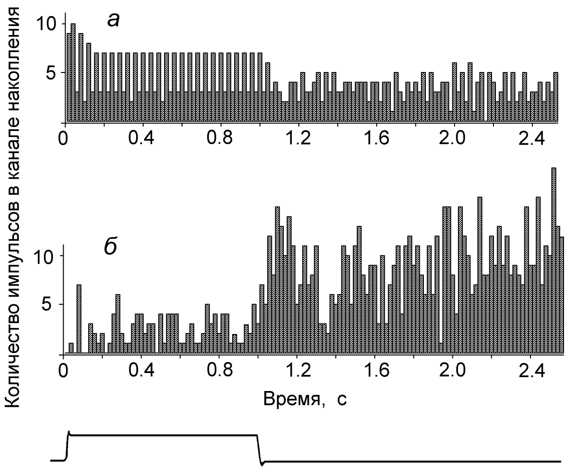


Рис.44. Гистограммы распределения спайков в ответах рецепторов тимпанального органа совки *B. satura*: ***а*** - ответ клетки ***B*** на механическое надавливание в основание заднего крыла, ***б*** - изменение уровня спонтанной активности слухового рецептора A_1 в ответ на надавливание в области коксы. Внизу приведена осциллограмма смещения штока механического стимулятора. Каждая гистограмма построена по результатам 10 предъявлений стимула. Шаг дискретизации 20 мс.

После окончания действия стимула в течение примерно 150 мс происходило снижение частоты разрядов, а затем нейрон ***B*** возвращался к темпу активности, свойственному ему до стимуляции. Периодическая неравномерность огибающей гистограммы на рис.44, *а* возникла за счет биений частоты разрядов клетки ***B*** и частоты канального квантования (50 Гц). Стабильность такой периодичности указывает на синхронизацию разрядов клетки фронтом нарастания стимула.

Степень выраженности описанных эффектов зависела от места и амплитуды деформации. Наиболее сильное изменение частоты разрядов клетки ***B*** наблюдалось при толчках в верхнюю часть метэпистерна, наименьшее - при давлении на коксу.

Иначе выглядела динамика импульсации клетки ***B*** при качании заднего крыла: наибольшая средняя частота разрядов была зарегистрирована на фоне фронтов включения/выключения стимула, причем возрастание частоты импульсации начиналось ещё до моментов переключения (см. рис.45). Период повторения разрядов клетки ***B*** в спонтанной активности составлял 68 мс, а на фоне стимуляции – 100 мс, т.е. ритм импульсации перестраивался в сторону урежения спайков. После окончания стимуляции нейрон вернулся к темпу, близкому к исходному (период повторения импульсов 75 мс). Активность рецептора не менялась при качании крыла вручную в ритме, примерно соответствующем осциллограмме на рис.45, но без резких движений при переходе от одного положения к другому.

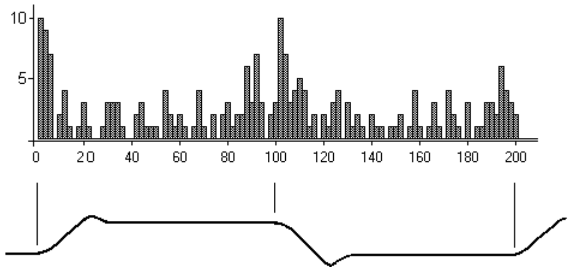


Рис.45. Изменение активности клетки ***B*** при качании заднего крыла на угол примерно 5° вверх относительно фронтальной плоскости бабочки. В гистограмме просуммированы ответы на 100 предъявлений стимула, осциллограмма которого приведена в нижней части рисунка. По горизонтальной оси - время от начала толчка в мс, по вертикальной оси - количество импульсов в одном канале накопления шириной 1 мс.

Повышение активности рецептора A_1 в ответ на деформацию торакса проявлялось, как правило, на фоне фронтов изменения стимула в виде кратковременных серий спайков, представленных 3÷4 последовательными импульсами (фазный ответ). Только при надавливании на коксу удалось получить тоническое изменение уровня импульсации слухового рецептора - его активность снижалась на фоне действия стимула по сравнению с фоновой, особенно в течение первых 200 мс (см. рис.44, *б*). Средняя частота импульсации в интервале 200-800 мс составляла 11 $с^{-1}$. После снятия механической нагрузки на коксу

нейрон постепенно возвращался к достимульному уровню активности (средняя частота 37 с$^{-1}$). Изменение уровня спонтанной активности рецептора A_1 при деформации торакса можно объяснить сдвигом его физиологических порогов, что согласуется с результатами Трита и Редера (Treat, Roeder, 1959).

4.7.2. Исследование активности *B*-клетки медведиц

Исходная частота разрядов клетки ***B*** у исследованных нами экземпляров медведиц *Arctia caja* L. составляла 6÷12 с$^{-1}$ (период 82÷170 мс). Пример гистограммы межспайковых интервалов клетки в режиме спонтанной активности приведен на рис.43, *Ac*.

В ответ на ритмичное надавливание толкателем на метэпистерн динамика разрядов клетки ***B*** у разных экземпляров медведиц отличались весьма существенно. На рис.46, *а* приведен пример наиболее простого типа реакций - генерация спайков синхронно с фронтами изменения стимула. На гистограмме видно, что активность рецептора резко возрастала на фронтах включения / выключения механической нагрузки. У некоторых экземпляров медведиц на фоне устойчивой ритмической активности клетки ***B*** реакции на механическую стимуляцию были выражены в форме синхронизации активности нейрона с повторяющимся стимулом (см. рис.46, *б*).

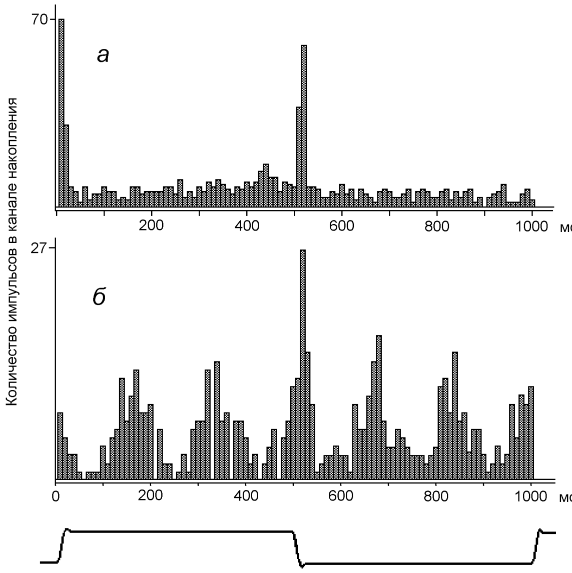


Рис.46. Постстимульные гистограммы ответов рецептора ***B*** медведиц *A. caja* на механические толчки в верхнюю часть метэпистерна. Каждая гистограмма построена по результатам 100 предъявлений стимула. Внизу приведена осциллограмма смещения штока толкателя. Шаг дискретизации 10 мс.

Фазотонические реакции клетки ***B***, полученные на совках (см. рис.44, *а*), подтвердили более ранние результаты Редера и Трита (Roeder, Treat, 1957) и не противоречат выводу этих авторов о возможности сохранения рецептором проприоцептивных функций. Однако у исследованных экземпляров медведиц тип реакций ***B***-клеток на механические стимулы оказался иным по сравнению с совками - в нем был более выражен фазный компонент (примеры на рис.46, *а*). По-видимому, полученные данные в своем разнообразии характеризуют степень сохранения ***B***-клеткой свойств позиционного проприоцептора.

Главное противоречие с результатами Лехтенберга (Lechtenberg, 1971) - способность ***B***-клетки тормозиться громкими звуками - можно снять, предположив, что характер ответов клетки на неспецифические стимулы коррелирует с уровнем исходной спонтанной активности. Такое предположение подтверждается данными Лехтенберга из упомянутой статьи: торможение клетки ***B*** звуком хорошо выражено при средней частоте её спонтанной активности 1 с$^{-1}$, но уже при частоте 15 с$^{-1}$ и выше какая-либо реакция на звук не наблюдалась. Спонтанная активность при частоте спайков 17 с$^{-1}$ (период 60 мс) напоминает пейсмекерную (см. рис.43) и, по-видимому, отражает другое физиологическое состояние нейрона.

Лехтенберг в своей работе указал, что при низкой частоте генерации спайков клеткой ***B*** межимпульсные интервалы становятся очень нерегулярными. Это является прямым указанием на то, что рецептор становится особо восприимчивым к шумоподобным факторам различной природы.

Известно, что при стимуляции длительным тональным сигналом большой амплитуды клетка A_1 может отвечать непрерывной последовательностью спайков с частотой следования порядка 600 с$^{-1}$ (Adams, 1971). Редером и Тритом (Roeder, Treat, 1957) было также показано,

что частота разрядов рецептора A_1 падает на 75% в течение первой секунды действия стимула. Эффект снижения активности клетки A_1 авторы объясняют действием адаптационных механизмов. Из-за очень близкого пространственного положения самих клеток A_1 и ***B*** и их терминалей (см. рис.16, 18) влияние адаптации может также распространиться и на клетку ***B***, вызвав снижение уровня её спонтанной активности.

По данным Лехтенберга, клетка ***B*** возвращалась к исходной активности ещё на фоне действия звука, т.е. она, похоже, адаптировалась к новым условиям (Lechtenberg, 1971). На графике, приведенном в работе Лехтенберга, после выключения стимула в активности клетки наблюдалось небольшое увеличение уровня спонтанной активности (порядка 25%), что также указывает на возможное влияние процесса адаптации.

В "пейсмекерном" состоянии клетки ***B***, когда она генерирует непрерывную последовательность спайков со стабильной частотой повторения, градиент изменения мембранного потенциала в околопороговой области высокий и малые внешние воздействия практически не влияют на процесс формирования очередного потенциала действия.

4.7.3. Реакции рецепторов тимпанального органа медведиц на искусственно вызванный тимбальный щелчок

Как показали наши эксперименты (Лапшин, Фёдорова, 2000), изменения активности клетки ***B*** при механической стимуляции приурочены к фронтам включения / выключения стимула (см. рис. 44-46). Можно предположить, что этот рецептор будет также реагировать и на сильное импульсное сотрясение покровов бабочки в момент генерации собственного щелчка насекомого. Сложность электрофизиологического подтверждения способности ***B***-клетки совок возбуждаться столь коротким вибрационным импульсом состоит в том, что для разрыва зон сцепления (см. рис.9) требуется значительное тянущее усилие, в то время как методика механической защиты места контакта электрода с нервом нами пока ещё не разработана. Поэтому в качестве объектов исследования реакций клетки ***B*** на собственные щелчки были выбраны бабочки - медведицы *A. caja*, обладающие тимбальными органами, расположенными на метэпистернах (Blest et al., 1963). Легкими надавливаниями на тимбальную мембрану можно вызвать генерацию последовательности акустических ультразвуковых импульсов, обеспечив тем самым адекватную стимуляцию интересующих нас структур.

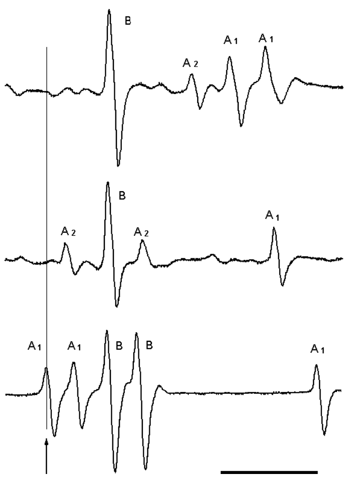


Рис.47. Примеры осциллограмм электрической активности в тимпанальном нерве непосредственно после генерации вызванного щелчка на тимбале медведицы *A.caja*. Момент акустической эмиссии указан стрелкой. A_1 и A_2 - спайки рецепторов A_1 и A_2, соответственно, B - спайки рецептора ***B***. Масштаб времени – 5 мс.

Эмиссия тимбального щелчка у медведиц *A. caja* сопровождалась пачкой разрядов в тимпанальном нерве. Одиночные спайки наибольшей амплитуды или группы таких спайков (активность клетки ***B***) возникали спустя 3÷6 мс после генерации щелчка (см. рис.47). Наряду с высокоамплитудными импульсами в нерве были также зарегистрированы спайки меньшей амплитуды. Для выяснения их источника препараты дополнительно стимулировали сериями ультразвуковых щелчков (пиковое давление 88 дБ УЗД). Рецептор, активность которого была представлена спайками средней амплитуды (примерно в два раза меньшей по сравнению с разрядами клетки ***B***), разряжался в ответ на звуковые щелчки двумя последовательными импульсами с латентным периодом и временным рисунком, характерными для слуховой клетки A_1 (Лапшин, Фёдорова, 1996), и с вероятностью ответа 98% (см. рис.48, *а*). Высоко - и низкоамплитудные нейроны на такие звуки не реагировали.

Из этих наблюдений можно сделать вывод, что среднеамплитудные спайки представляли активность клетки A_1, а низкоамплитудные принадлежали слуховому рецептору A_2, порог которого, как известно, примерно на 20÷30 дБ выше порога A_1 (Suga, 1961; Coro, Perez, 1983).

Из суммарной нейронной активности того же препарата дискриминатором были выделены спайки, имевшие амплитуду, близкую к амплитуде разрядов клетки A_1 (их амплитуда нам теперь известна), и исследован характер их распределения во времени непосредственно после генерации тимбальных щелчков.

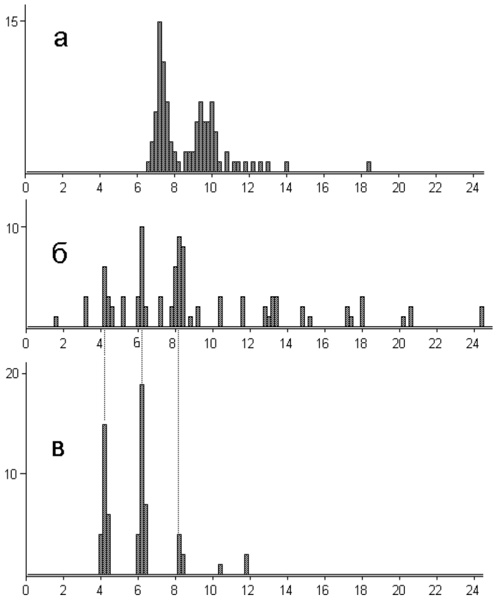


Рис.48. Постстимульные гистограммы спайковой активности в тимпанальном нерве медведицы *A. caja* (данные, представленные на иллюстрации, получены в ходе одного опыта): ***а*** - накопление ответов слухового рецептора A_1 на ультразвуковые щелчковые стимулы; ***б*** - распределение спайков после вызванных тимбальных щелчков (амплитуда выделенных дискриминатором спайков близка к амплитуде разрядов слухового рецептора A_1); ***в*** – распределение высокоамплитудных спайков (клетки ***B***) в ответ на вызванные щелчки тимбала. Каждая гистограмма построена по результатам 50 предъявлений стимула. По горизонтальной оси - время с момента генерации щелчка в мс, по вертикальной оси - количество импульсов в одном канале накопления. Шаг дискретизации 0.2 мс.

Пример гистограммы, построенной по 50 таким регистрациям, приведен на рис.48, *б*. Если считать все импульсы, попавшие в "окно" дискриминатора, ответом рецептора A_1, то можно сделать вывод, что характер реакций рецептора на внешние звуки (см. рис.48, *а*) и на собственные щелчки (см. рис.48, *б*) существенно различается по степени выраженности и латентному периоду.

Постстимульное распределение высокоамплитудных спайков (активность клетки ***B***) (см. рис.48, *в*) представлено тремя пиками, отстоящими приблизительно на 4, 6 и 8 мс от момента генерации тимбального щелчка. Третий пик выражен на гистограмме значительно слабее первых двух. Такому положению пиков соответствовали повторявшиеся пачки разрядов, содержавшие по 2 - 3 спайка. Если соотнести две гистограммы, различающиеся по амплитуде накопленных импульсов (см. рис.48, *б* и *в*), то на каждой из них можно выявить группы, имеющие сходное положение пиков на временной оси. На рисунке эти группы отмечены пунктирными линиями. Повторяемость структурных деталей указывает на то, что в обеих гистограммах представлена активность одного и того же нейрона, но с большой дисперсией амплитуды спайков. Высокую изменчивость амплитуды регистрируемых разрядов можно объяснить суперпозицией электрической активности трех рецепторов при суммарном отведении от тимпанального нерва. Исследование осциллограмм ответов подтвердило, что этот эффект действительно может существенно влиять на результаты разделения импульсов по амплитуде. Так как появление спайков A_1 и A_2 не было жестко привязано к моментам генерации щелчков (см. рис.47), то влияние активности этих рецепторов на результаты амплитудной сортировки носило случайный характер. Учитывая прежде всего стабильность временных характеристик выделенных групп спайков на гистограммах рис.48, *б*, *в*, их в сумме можно отнести к активности клетки ***B***. **Таким образом, наиболее вероятно, что на современном этапе развития слуховой системы бабочек надсемейства Noctuoidea клетка *B* служит для регистрации моментов эмиссии собственных звуков насекомого.**

Так как при внеклеточной регистрации от тимпанального нерва амплитуда спайков клетки ***B*** самая высокая по сравнению с амплитудой разрядов слуховых рецепторов, можно ожидать, что и время проведения возбуждения по аксону клетки ***B*** наименьшее из-за его большего

диаметра. Тогда за счет более быстрого проведения информация о собственном щелчке будет предшествовать информации об эхе, которая представлена разрядами слухового рецептора A_1. **Акустический импульс и его вибрационный компонент, распространяющийся по кутикуле, должны воздействовать не только на чувствительные элементы тимпанального органа, но и на другие механорецепторы бабочки. Если клетка *B* является детектором собственных щелчков, становится понятным физиологический смысл развитых ветвлений этой клетки во всех трёх грудных ганглиях - необходимость обрабатывать отклики на собственную акустическую эмиссию, поступающие в ЦНС от многочисленных механорецепторов, расположенных на теле и крыльях насекомого.**

Кроме представителей надсемейства Noctuoidea способность издавать щелчки обнаружена также у пядениц (Geometridae) (Fyodorova, Zhantiev, 1994; Acharya, 1995). Слуховые органы у этих бабочек расположены на первом брюшном сегменте, т.е. они не гомологичны тимпанальным органам совок и медведиц. Однако и у пядениц в каждом слуховом органе также присутствует нечувствительная к звуку *B*-клетка (Roeder, 1974). **Вполне возможно, что у акустически активных ночных бабочек рецепторы, имеющие общее название "*B*-клетки", выполняют функцию датчиков собственных щелчков.**

Анализ осциллограмм и гистограмм (см. рис.47 и рис.48) также показал, что реакции клетки A_1 на искусственно вызванные тимбальные щелчки слабее, чем на внешние звуковые стимулы, имевшие, к тому же, значительно меньшую амплитуду по сравнению с тимбальными. В ряде случаев реакция рецептора A_1 на тимбальный щелчок вообще не была выражена. Примером суммарного ответа всех трех рецепторов тимпанального органа может служить верхняя осциллограмма рис.47. Два спайка клетки A_1 в начале нижней осциллограммы не связаны непосредственно со щелчком, так как латентный период их появления слишком мал (латентный период ответов клетки A_1 в этом опыте составлял 7.5 мс (см. рис.48, *а*)). Активность рецепторов A_1 и A_2, в том числе и опережавшая по времени вызванный тимбальный щелчок, являлась, скорее всего, следствием механической деформации кутикулы торакса, предшествовавшей генерации щелчка.

4.8. Диаграммы направленности слуховых органов совок

При положении крыльев бабочки выше горизонтальной плоскости каждый тимпанальный орган имеет диаграмму направленности, ориентированную своей главной осью под углом 90÷110° к продольной оси тела насекомого (см. рис.49) (Roeder, Treat, 1961b; Payne et al., 1966; Coro et al., 1986). Такая направленность обеспечивает интерауральные различия, достигающие для тональных звуковых посылок 20÷30 дБ.

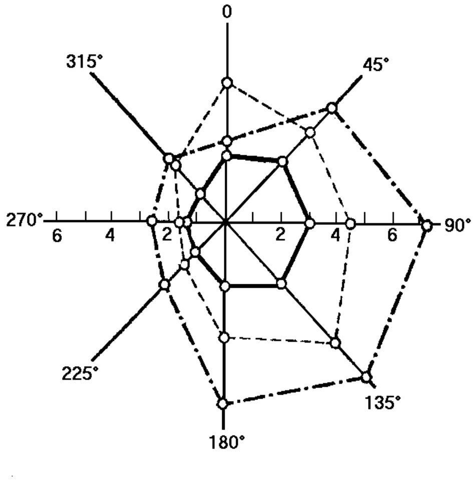


Рис.49. Диаграммы, характеризующие дирекциональную чувствительность тимпанального органа в горизонтальной плоскости у представителей трех родов совок *Acronycta*, *Graphyphora*, *Lucania*. По радиусу - максимальное расстояние (м), с которых звуковой сигнал (короткий щелчок с частотой заполнения 30 кГц) вызывал ответ слуховых рецепторов (Roeder, Treat, 1961b).

Используя данные, полученные при исследовании динамических характеристик тимпанального органа (см. раздел 4.4, рис.39, *а*), можно оценить, на какой угол относительно продольной оси тела бабочки надо сместить источник акустических импульсов, для того чтобы на уровне реакций периферической части слуховой системы была заметна разница в амплитуде входных сигналов. Такие расчеты были проведены. Как оказалось минимальный диапазон изменений угла визирования (угла между продольной осью насекомого и направлением на

источник звука (эха)), в пределах которого количество спайков в разрядах рецепторов изменяется на единицу, равен 18°. Эта величина определяет точность измерения слуховой системой бабочек углового положения источника звука горизонтальной плоскости. Однако в диапазоне углов от –26° до +26° (сектор перед насекомым шириной 52°) среднестатистическая разница в ответах ипси - и контрлатерального тимпанальных органов составляет менее одного спайка, т.е. в пределах этого диапазона бабочка с большой вероятностью не почувствует изменений в угловом положении источника.

На результирующую диаграмму направленности слуховой системы существенно влияет положение крыльев бабочки (Payne et al., 1966). В частности, при опущенных крыльях латеральная асимметрия восприятия дополняется дорсовентральной: каждый слуховой орган воспринимает звуки с нижней стороны с чувствительностью на 10÷20 дБ более высокой по сравнению с направлением в верхнюю полусферу. Форма дирекциональной характеристики слуховой системы варьирует в зависимости от частоты заполнения тестирующих сигналов и на более высоких частотах характеризуется сильной неравномерностью, однако общая тенденция зависимости положения главной оси дирекциональной характеристики от фазы взмаха сохраняется (в упомянутой работе (Payne et al., 1966) тестирование проводилось на частотах 30 и 60 кГц).

4.9. Интернейроны головных ганглиев

Имеются поведенческие и нейрофизиологические свидетельства, что нейроны головных ганглиев получают и обрабатывают слуховую информацию (Roeder, 1969a; 1969b; 1973). Известно, например, что при определенных условиях бабочки трепещут антеннами синхронно с ультразвуковыми стимулами, следующими с частотой 5 с$^{-1}$ или меньше. Трепетание антенн вызывали тональные посылки с низкой интенсивностью. Нейрофизиологические свидетельства - проекции рецепторов $\boldsymbol{A_1}$ и слуховых интернейронов в шейных коннективах (Roeder, 1966b; Surlykke, Miller, 1982; Boyan, Fullard, 1986).

При исследовании активности слуховых интернейронов церебральных ганглиев (работа была проведена на представителях 11 родов совок) Редер исходил из той гипотезы, что для запуска поведенческой реакции избегания в ответ на звук достаточно возбуждения только одного рецептора $\boldsymbol{A_1}$. Так как этот рецептор имеет максимальную чувствительность, тестирование проводилось в основном при низкой интенсивности акустических стимулов, когда можно было рассчитывать на возбуждение только рецептора $\boldsymbol{A_1}$ (Roeder, 1969a).

4.9.1. Реакции на звук интернейронов подглоточного ганглия

В подглоточном ганглии Редером (Roeder, 1969a) были зарегистрированы ответы двух типов: фазические (несколько спайков в начале ответа на пульс длительностью 30 мс) и тонические ответы, для которых характерно распределение спайков на фоне всего стимула и некоторое время после. При моноуральной стимуляции ответные реакции нейронов наблюдались с обеих сторон подглоточного ганглия. Латентный период реакций сокращался с увеличением звуковой интенсивности от 12÷14 мс до 7 мс.

4.9.2. Активность интернейронов протоцеребрального ганглия

Наибольшее количество исследованных нейронов протоцеребрума реагировали на слабые стимулы фазно или тонически, причем динамика разрядов была сходной с таковой нейронов подглоточного ганглия и не менялась в течение нескольких часов наблюдений. Однако активность примерно 50% тонических нейронов частично или полностью подавлялась при действии стимулов, превышающих порог $\boldsymbol{A_1}$ на 20÷30 дБ. Величины порогов некоторых исследованных клеток были подвержены спонтанным вариациям на интервалах от нескольких секунд до часа. После периода падения чувствительности клетки зачастую

становились более чувствительными, чем до торможения. **Визуальная стимуляция вызвала временное торможение ответов интернейронов, причем яркий свет, направленный на бабочку, оказывался менее эффективным, чем изменения слабой естественной освещенности в лаборатории.** Восстановление акустической чувствительности могло быть либо согласованным с окончанием действия стимула, либо отсрочено на несколько минут после его прекращения (Roeder, 1969a).

Позже нами было показано, что сильные звуки могут тормозить акустическую активность совок (раздел 5.2.), а визуальная информация (движение на бабочку тёмного ствола дерева) вызывает рост средней частоты эмиссии эхолокационных щелчков (см. раздел 6.).

4.10. Влияние на слуховую систему совок шумов полёта

Во время полёта на входе слуховой системы акустически активной бабочки помимо внешних сигналов или эха от её собственных щелчков всегда присутствуют шумы, сопровождающие маховые движения: высокочастотные всплески, связанные с пронацией и супинацией крыльев, аэродинамические шумы и низкочастотный "гул", определяемый непосредственно ритмом крыловых взмахов и его обергармониками (см. раздел 3.4, рис.13, 14). Измерение физических характеристик звуков, издаваемых свободно летающими насекомыми, представляет сложную задачу, поэтому все немногочисленные данные о шумовых свойствах летящих совок получены в условиях закрепленного полёта, когда насекомое и микрофон взаимно фиксированы в пространстве.

Если к электрофизиологическому препарату совки приблизить укреплённую на держателе летящую интактную бабочку, то в тимпанальном нерве препарата можно зарегистрировать спайковую активность, синхронную с маховыми движениями интактного насекомого (Waters, Jones, 1994). По данным авторов этой работы пиковая амплитуда высокочастотных акустических всплесков, сопровождающих полёт, составляет в среднем 62 дБ (на расстоянии 2 см от источника), поэтому неудивительно, что в тимпанальном нерве совки возникали реакции на звуки полёта другого насекомого. Из этих же результатов следует, что шумы, сопровождающие полёт, и внешние акустические сигналы с надпороговой амплитудой в принципе могут возбуждать тимпанальную систему совок в пределах каждого периода взмаха. Возникает вопрос, насколько сильно дополнительная активация рецепторов влияет на результирующую чувствительность тимпанальной системы бабочек?

Ранее на совках *A. perflua* нами было показано, что увеличение средней частоты повторения щелчковых стимулов в два раза, с 25 до 50 с$^{-1}$, приводит к частичному подавлению суммарной реакции слухового рецептора $\boldsymbol{A_1}$. (Лапшин, Фёдорова, 1996). Спектры щелчков совок близки по своим основным характеристикам спектру шумовых всплесков, сопровождающих полёт этих насекомых (Лапшин, Воронцов, 2000б), поэтому появление на входе слуховой системы бабочки последовательности шумовых всплесков и внешних импульсных сигналов, по сути, эквивалентно увеличению среднего темпа стимуляции широкополосными щелчками. Следовательно, оценку влияния на акустическое восприятие шумов полёта или уровня акустической активности бабочки можно провести, изучив зависимость ответов слуховых рецепторов от частоты следования импульсных стимулов, сходных по своим параметрам с собственными сигналами совок.

Такие исследования были проведены (Лапшин, 2005). Как оказалось, в диапазоне частот повторения щелчковых стимулов 1-30 с$^{-1}$ ответы рецептора $\boldsymbol{A_1}$ сохранялись стабильными, но выше 30 с$^{-1}$ наблюдалось монотонное снижение величины ответа рецептора от 3 до 1 спайка на каждый щелчок, что эквивалентно росту слухового порога на 10÷12 дБ (см. рис.50; Лапшин, 2005б). Из этих данных следует, что присутствие на входе слуховой системы шумов, синхронных с маховыми движениями, должно приводить к ухудшению восприятия внешних ритмических сигналов. Кроме того, логично было бы также ожидать, что на фоне и непосредственно после шумового всплеска, возникающего синхронно с маховыми

движениями (когда крылья находятся в верхнем положении), пороги должны возрастать из-за влияния рефрактерности слуховых рецепторов. Однако наши эксперименты не показали каких-либо существенных изменений в чувствительности бабочек в данной фазе взмаха (Лапшин, Воронцов, 2000в).

Эти противоречия можно было бы разрешить, предположив, что физиологические пороги слуховых рецепторов динамически подстраиваются к стереотипному "профилю" шума, сопровождающему каждый взмах крыльями (раздел 3.4). Однако в тимпанальной системе совок нет эфферентных путей, посредством которых можно было бы осуществлять оперативное управление чувствительностью рецепторов со стороны ЦНС. Каким тогда мог бы быть механизм такого управления? Некоторые предположения о его локализации можно сделать на основе анализа латентных периодов реакций слуховых рецепторов и интернейронов.

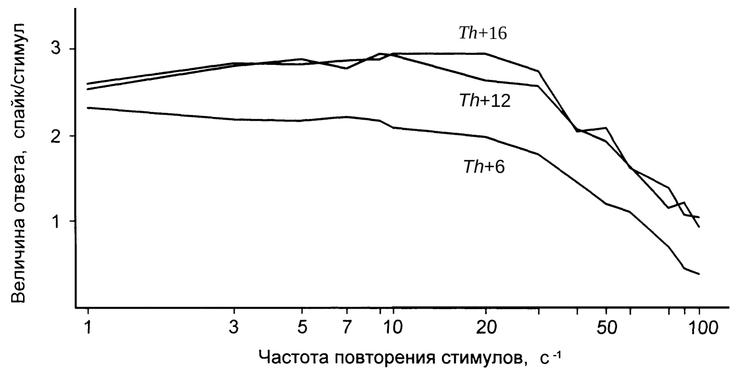


Рис.50. Графики зависимости величины ответа рецептора A_1 тимпанального органа совок *A. perflua* от частоты повторения стимулирующих щелчков и их амплитуды (*Th*+6, *Th*+12, *Th*+16 дБ), где *Th* - порог реакций рецептора. Каждая точка графиков получена как среднее от суммы спайков в ответах на 100 предъявлений однотипных стимулов.

Регистрация активности рецепторов по стандартной методике обычно производится от тимпанального нерва до его слияния с крыловым нервом, идущим далее в метаторакальный ганглий (см. рис.15, 18). Как показали многократные измерения, при таком отведении латентный период реакций клетки A_1 составляет в среднем 3.3 мс (см. рис.39, *б*). При превышении порога входным сигналом на 28 дБ латентность ответа увеличивается примерно до 3.6 мс (Лапшин, Фёдорова, 1996).

Минимальный латентный период реакций, зарегистрированных в нейропиле проторакального ганглия, составляет в 4.5÷5 мс (см. рис.41). Таким образом, время от момента предъявления щелчка до появления первого спайка в дистальной части тимпанального нерва составляет 3.6 мс, в то время как путь, которой проходит возбуждение от той же точки тимпанального нерва к метаторакальному ганглию и далее через мезоторакальный ганглий и коннективы к проторакальному ганглию, занимает всего 1÷1.5 мс. Если считать скорость проведения по аксону постоянной, то получается, что большая часть латентного периода ответа определяется инерционностью рецептора A_1. Однако этот вывод плохо согласуется с тем фактом, что клетка A_1 способна разряжаться с частотой 600÷1000 $с^{-1}$ (период следования спайков 1÷1.4 мс), а при реакции на короткий щелчок мгновенная частота её разрядов обычно составляет 500÷700 $с^{-1}$ (период следования спайков в ответе 1.4÷2 мс, рис.38). К этому также следует добавить, что слуховые интернейроны характеризуются высокой скоростью передачи возбуждения - время синаптической задержки составляет порядка 1 мс (Boyan, Fullard, 1986). На фоне такого быстродействия видимая "инерционность" клетки A_1 представляется чем-то неестественным, притом что процессы трансдукции в механорецепторах беспозвоночных также известны своей высокой скоростью протекания (Поляновский, Алексеева, 2001).

Перечисленные противоречия можно снять, предположив, что генерация потенциала действия рецептора $\boldsymbol{A_1}$ происходит не около сомы клетки, расположенной в полости тимпанального органа, а на уровне первого ветвления её аксона в метаторакальном ганглии. Тогда при отведении активности от тимпанального нерва крючковидным электродом регистрируется не спайк в аксоне, а его электротонический отклик, распространяющийся ретроградно из ганглия по аксону клетки $\boldsymbol{A_1}$.

Понятно, что непосредственно в ганглии, где формируется моторная программа полёта, значительно проще организовать управление пороговыми характеристиками рецепторов. Результат такого управления в условиях электрофизиологического эксперимента будет выглядеть как адаптация слуховой системы, причём характерное время установления нового режима адаптации (30 мс) соизмеримо с периодом крылового взмаха. У летящего насекомого по аналогичной схеме может быть реализована функция подавления реакций рецепторов на призвуки, сопровождающие полёт.

Процессы динамической перестройки параметров слуховых рецепторов в соответствии с огибающей входного шума, скорее всего, являются частными случаями более общего явления. У животных, в том числе и насекомых, на всех этапах анализа поступающей информации должна работать система фильтров, задача которых - не допустить в высшие отделы ЦНС сенсорные потоки, связанные с собственным движением и жизнедеятельностью (аутошумы). Одним из важнейших признаков аутошумов является их высокая коррелированность с ритмом движения животного.

Поскольку все бабочки имеют свои индивидуальные особенности, и их крылья на протяжении жизни постепенно теряют первоначальную целостность, работа системы подавления аутошумов, начиная с момента первого полёта имаго, должна постоянно оптимизироваться с учётом индивидуальной динамики шумового потока. Косвенным подтверждением этой гипотезы могут служить наши данные, из которых следовало, что слуховые пороги совок *A. pyramidea* в течение экспериментального сезона постепенно снижались: от 65 до 34 дБ УЗД на частоте 50 кГц (Лапшин, Воронцов, 2000в). Такую тенденцию в смещении порогов можно рассматривать как внешнее проявление оптимизации системы выделения внешних сигналов на фоне аутошумов.

Эхо от звуков, производимых в полёте бабочкой (см. рис.13) может внезапно усиливаться или, наоборот, пропадать в зависимости от геометрии и удалённости встречных предметов. По сравнению с исходными сигналами эхо хуже коррелирует с собственными движениями животного. Соответственно эффективность фильтрации таких отражений в ЦНС также будет сниженной, т.е. при достаточно высокой слуховой чувствительности на выход нейронных сетей, исполняющих роль фильтров, могут проникать нейрокорреляты эха. Таким образом, **система подавления аутошумов представляет собой естественную физиологическую базу для развития у животного специализированного эхолокатора.**

4.11. Заключение

Если обобщить имеющиеся данные по слуху совок с точки зрения возможности его участия в эхолокационном процессе, то можно сделать следующие выводы.

- Расчётная дальность действия эхолокационной системы с учётом результатов поведенческих опытов может составлять порядка 20÷30 см.

- Частотные параметры слуха совок в моменты эмиссии собственного щелчка оптимизированы для восприятия эха.

- Дирекциональная характеристика слуховой системы бабочек в горизонтальной плоскости при стимуляции короткими щелчками напоминает по форме кардиоиду, развёрнутую своим максимумом на угол 90÷110° относительно продольной оси тела насекомого. Периферическая часть слуховой системы позволяет весьма грубо определить направление на источник звука по принципу "объект спереди / сбоку". Мгновенное

положение крыльев существенно влияет на результирующую диаграмму направленности: при переходе крыльев в цикле взмаха из верхнего положения в нижнее латеральная асимметрия пространственного восприятия дополняется дорсовентральной с максимальной чувствительностью в нижней полуплоскости. Такая динамика вариаций акустического оформления бабочек позволяет предположить, что совки в полёте сканируют пространство диаграммой направленности воспринимающей системы.

- Латентный период поведенческой реакций совок на пульсирующий ультразвук составляет 40÷50 мс (Roeder, 1967b). Столь высокое быстродействие может быть обеспечено за счёт прямых синаптических связей слуховых и моторных нейронов в центральной нервной системе насекомого (Madsen, Miller, 1987).

- ***B***-клетка тимпанального органа совок, функциональное назначение которой до сих пор не было определено, скорее всего, является рецептором собственных щелчков насекомых.

- Из результатов исследования временного разрешения слуховой системы совок прямо не следует, что эти бабочки способны воспринимать эхо от собственных сигналов, однако имеются наблюдения, что у представителей близкого совкам семейства Arctiidae происходит подавление активности рецепторов $\boldsymbol{A_1}$ тимпанального органа после генерации тимбального щелчка. Если рецепторы совок обладают такими же свойствами, то снимаются физиологические ограничения на возможность эхолокации у этих бабочек.

5. ЭХОЛОКАЦИЯ

5.1. Предварительная оценка пространственных характеристик эхолокационной системы

На основании полученных данных об акустической эмиссии совок и способности бабочек воспринимать сигналы различных типов можно оценить основные характеристики гипотетической эхолокационной системы. Такие данные желательно иметь в качестве основы для выработки стратегии дальнейшего исследования способности совок к эхолокации.

5.1.1. Определение дальности действия

Под дальностью действия эхолокатора (или радиусом чувствительности R) мы будем понимать то максимальное расстояние, на котором бабочка способна почувствовать с заданной достоверностью (например, $p>0.8$) плоскую поверхность с единичным коэффициентом отражения. Линейные размеры такой поверхности должны быть значительно больше расстояния до бабочки. Величина R равна половине дальности действия канала связи "передатчик эхолокационных сигналов - приёмник тех же сигналов" и зависит от громкости зондирующего щелчка и чувствительности слуховой системы к подобным звукам. Понятно, что дальность обнаружения реальных предметов в естественной обстановке будет, как правило, меньше расчётной, например из-за неортогональности отражающей поверхности к направлению распространения акустических волн или действия шумов, но могут быть и исключения из этого правила. Например, интегральный коэффициент отражения с вогнутой стороны листа в ультразвуковом диапазоне превышает единицу на расстояниях порядка радиуса кривизны за счёт концентрации акустической энергии (Лапшин и др., 1993).

Параметры любого локатора представляют собой взаимосвязанную систему, например, при увеличении дальности действия одновременно растут требования к точности определения угловых координат. Время переработки в ЦНС пространственной эхолокационной информации, которое определяет общий латентный период запуска последующей моторной программы, должно весьма существенно зависеть от R, так как среднестатистическое количество предметов, попадающих в сферу чувствительности локатора, увеличивается пропорционально R^3. Очевидно, что неоправданное увеличение дальности действия может привести к резкому усложнению процессов обработки и запоминания поступающей информации и тем самым к снижению эффективности всей системы в целом.

При полёте насекомого среди густой растительности акустические условия весьма специфичны за счет взаимного экранирования элементов окружения: вокруг летящей бабочки образуется частично замкнутое акустическое пространство постоянно меняющейся формы. Отраженные от листьев волны образуют на входах тимпанальных органов растянутые во времени шумоподобные сигналы. Скорее всего, слуховые рецепторы будут реагировать на первый амплитудный выброс, соответствующий наиболее сильному эху. При избыточной чувствительности локационной системы это условие одновременно будет выполняться для отражений с большинства направлений, что может существенно затруднить последующий пространственный анализ в ЦНС.

На начальных стадиях исследования сложно было сказать нечто определённое о роли эхолокации в общей системе пространственной ориентации совок, поэтому пришлось ставить обратную задачу: определение роли эхолокации по дальности её действия.

Первая попытка оценить радиус чувствительности эхолокационной системы совок была предпринята Редером и Тритом в 1957г. Бабочку *P. eridania*, излучавшую ультразвуковые щелчки, подносили на специальном держателе к электрофизиологическому препарату (экземпляр

© Д.Н. Лапшин, 2005

того же вида, экстраклеточное отведение от тимпанального нерва) и регистрировали ответы слухового рецептора A_1. Расстояние, с которого одна бабочка начинала воспринимать другую, оказалось равным 8 дюймам или 20 см (Roeder, Treat, 1957). Радиус действия эхолокационной системы в этом случае был бы равен половине дальности связи, т.е. R=10 см. Так как усредненный коэффициент отражения реальных преград вряд ли превышает 0.5, то реальный радиус действия при таких исходных данных получается около 5 см. Совершенно иные цифры получил Кей (Kay, 1969), который теоретически рассчитал величину R на основе собственных измерений амплитуды щелчков у совок *H. zea*. Автором был сделан вывод о том, что "ультразвуковая эмиссия совок в сочетании с параметрами их слуховой системы обеспечивают возможность эхолокации, способной распознавать большие объекты с расстояний 2 и более метров и разрешение деталей размером 7 мм с расстояния 24 см".

В 1971 г. Эйджи опубликовал свою версию возможных линейных параметров эхолокационной системы совок (Agee, 1971a). Работа была выполнена на совках *H. zea* по методике, аналогичной той, которую использовали Редер и Трит (Roeder, Treat, 1957), однако результаты Эйджи существенно отличались от более ранних. Был зарегистрирован устойчивый ответ в тимпанальном нерве при расстоянии препарата от бабочки - источника щелчков – 33 см (2-3 спайка рецептора A_1 на один щелчок) и неустойчивый ответ на дальности 70 см (наблюдались пропуски ответов рецептора A_1). Значение радиуса действия R в этих случаях соответственно равно 16.5 и 35 см. На основании собственных данных Эйджи сделал вывод, что измеренная им чувствительность вполне достаточна для эхолокации. Кроме того, стало очевидным, что совки способны воспринимать сигналы, аналогичные их собственным щелчкам.

Наши исследования чувствительности интактных совок показали, что тимпанальный орган этих бабочек в моменты акустической эмиссии "настроен" на один из основных спектральных максимумов щелчка (Воронцов, Лапшин, 2002; рис.30,31). Такая настройка обеспечивает повышенную чувствительность слуховой системы к эхолокационным отражениям. Расчет максимальной дальности действия локатора с учетом этих данных дает R=20 см; при коэффициенте отражения 0.5 дальность действия снижается до 14 см. Очевидно, что речь может идти только об обнаружении предметов, находящихся в непосредственной близости от летящей бабочки.

Если зондирующий сигнал отразился от препятствий, имеющих сложную форму поверхности, - листвы, коры большого дерева, стеблей кустарников и т. п., следует ожидать появления на входе тимпанального органа последовательности акустических импульсов, разделенных малыми (0.15-0.3 мс) интервалами времени, пропорциональными перепадам в рельефе. Исследование ответов слуховой системы совок на парные щелчковые стимулы равной амплитуды показали, что реакция слухового рецептора A_1 в этом случае эквивалентна действию одиночного стимула с большей амплитудой (на 2÷3 дБ) (Лапшин, Федорова, 1996; Tougaard, 1996). Этот результат можно объяснить эффектом временной суммации на рецепторной мембране клетки A_1. Повышение эффективного уровня входного сигнала на 3 дБ позволяет увеличить дальность действия эхолокационной системы в 1.4 раза, или повысить надежность обнаружения препятствий на меньших расстояниях.

Рецептор A_2, имеющий значительно более низкую по сравнению с A_1 чувствительность, скорее всего, функционирует только в системе защиты от летучих мышей, так как ожидаемая амплитуда эхосигналов меньше физиологического порога этого рецептора.

5.1.2. Разрешение в глубину пространства

Пока нет прямых доказательств того, что совки, пользуясь эхолокацией, способны определять расстояние до обнаруженного предмета. Теоретически бабочки могли бы оценивать дальность по времени задержки эха относительно собственного щелчка. Для ЦНС это время будет суммироваться с латентным периодом первого спайка в реакции слухового рецептора. Как показали электрофизиологические эксперименты, в диапазоне малых входных амплитуд время первого максимума монотонно уменьшается с увеличением уровня звука (см. рис.39,б).

Так как в среднем более близкие предметы дают более сильное эхо, задержка акустического сигнала и изменение латентного периода будут меняться однонаправленно с изменением дальности до преграды.

Если клетка ***B*** является детектором собственных щелчков бабочек, то интервал времени между началом ответов рецепторов ***B*** и A_1 может служить мерой расстояния до преграды. Возможна также грубая оценка дальности до источника эха на основе только амплитудного анализа, однако этот метод будет давать ошибки при зондировании листвы, поскольку угловая ориентация листьев весьма существенно влияет на амплитуду акустического сигнала, отраженного в сторону бабочки.

Способность воспринимать раздельно два предмета, находящиеся в одном направлении, но на разных расстояниях от тела насекомого, определяется временным разрешением и чувствительностью эхолокатора. **Как показали наши опыты со стимуляцией совок парными щелчками с убывающей амплитудой, разрешение локатора в глубину пространства может составлять от 1 до 2 мс (см. рис.41, 42), что эквивалентно расстоянию между двумя предметами от 17 до 34 см.** Полученные оценки соизмеримы или больше расчетного радиуса чувствительности эхолокатора, поэтому совки, скорее всего, способны обнаружить только ближайшие к ним препятствия, уровень эха от которых превосходит порог чувствительности слуховой системы. Последующие отражения от более дальних предметов самостоятельно вообще не будут восприниматься.

5.1.3. Точность угловой локализации источника эха

В процессе эхолокационного зондирования определение относительных угловых координат препятствий возможно за счет сканирования пространства ультразвуковым лучом и (или) путем оценки направления прихода эха от излученной акустической волны, имеющей примерно сферический фронт. Последний вариант, по-видимому, более актуален для совок, пространственные характеристики излучения которых не имеют четко выраженных максимумов (Кау, 1969).

Тимпанальные органы совок в горизонтальной плоскости имеет диаграмму направленности, ориентированную своим максимумом под углом 90÷110° относительно продольной оси тела насекомого (см. рис.49). При оптимальной амплитуде эха (т.е. при полной реализации динамического диапазона) ожидаемое угловое разрешение равно 18°. Однако в диапазоне углов от –26° до +26° бабочка с большой вероятностью не почувствует изменений в положении источника эха (раздел 4.8.). Низкая точность угловых оценок вполне соответствует небольшому радиусу чувствительности эхолокационной системы совок.

На результирующую диаграмму направленности слуховой системы совок сильное влияние оказывает также положение крыльев. В частности, при опущенных вниз крыльях тимпанальные органы наиболее чувствительны к звукам, приходящим снизу (Payne et al., 1966). Дирекциональная характеристика излучения также должна зависеть от положения крыльев насекомого, тогда вполне возможно сканирование в полёте диаграммой направленности в дорсо-вентральном направлении, т.е. использование обоих принципов измерения координат.

Предварительная оценка дальности действия системы передатчик / приёмник, анализ пространственных характеристик излучения и восприятия акустических сигналов показали, что эхолокационная система совок может быть использована при ориентации в ближнем поле при характерных расстояниях между бабочкой и встречными предметами порядка десятка сантиметров. С учетом скорости звука в воздухе порядка 333 м/с таким расстояниям лоцирования соответствуют малые (доли - единицы миллисекунд) интервалы задержки эха относительно зондирующего сигнала. Как уже было отмечено ранее, способность совок воспринимать эхо с такими задержками не является очевидной и прямо не вытекает из электрофизиологических данных, поэтому **первоочередной задачей при исследовании эхолокации стала проверка способности совок реагировать на стимулы, сходные по своим параметрам с эхом от близко расположенных предметов.**

5.2. Исследование способности бабочек воспринимать эхо

Способность совок воспринимать эхо и реагировать на него была исследована при помощи так называемого ретрансляционного метода (Лапшин, Воронцов, 2000a, 2003a, 2005a). Его суть заключается в том, что подопытному насекомому в качестве эха предъявляется не акустическое отражение от реального предмета, а аппаратно сформированный эхоподобный стимул, следующий с заданной задержкой относительно зондирующего сигнала насекомого. Таким образом, формируется искусственное эхо от несуществующей "виртуальной" преграды. В то же время, в ходе опыта никаких перемещений реальных предметов рядом с подопытным насекомым не происходит, поэтому активность других его сенсорных систем (например, зрительной или ветрочувствительной) не оказывает систематического влияния на получаемые результаты.

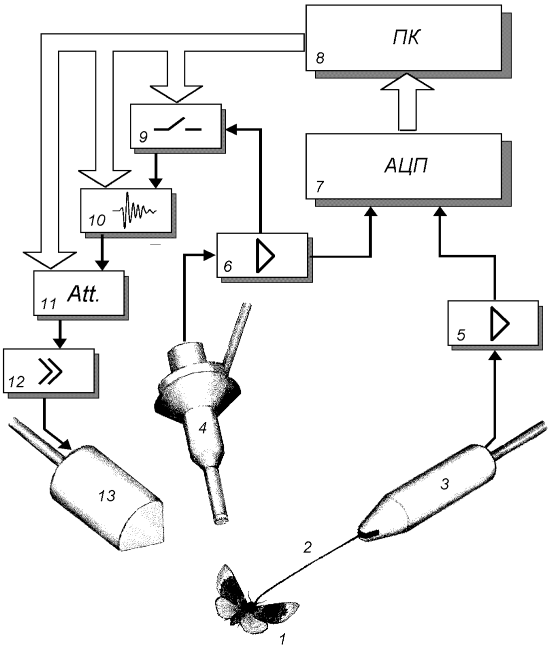


Схема установки для исследования реакций совок на ретранслированные сигналы. Описание элементов схемы приведено в тексте.

Идея ретрансляции бабочкам эхоподобных стимулов была реализована в экспериментальной установке, упрощенная схема которой представлена на рис.51. Перед опытом бабочку (1) приклеивали теплым воском к концу тонкого поводка (2) механооптического датчика горизонтального смещения (3), позволяющего параллельно с акустической активностью регистрировать маневры насекомого. Издаваемые подопытным насекомым щелчки регистрировали микрофоном (4). Сигналы с выходов датчика движения и микрофона через усилители (5 и 6) поступали на аналогово-цифровой преобразователь (7), связанный с компьютером (8). Компьютер управлял электронным ключом (9). Когда ключ был открыт, каждый щелчок бабочки, если его амплитуда на расстоянии 4 см от тела насекомого превышала в пике 70 дБ УЗД, через электронную схему запускал генератор эхоподобного стимула (10). Единичный стимулирующий акустический импульс по своим физическим параметрам был сходен со щелчком совки (длительность сигнала примерно 100 мкс, спектральные максимумы на 60 и 80 кГц). После нормирования амплитуды на аттенюаторе (11) и усиления (12) стимулирующие сигналы поступали на конденсаторный излучатель (13). Широкими стрелками на схеме обозначены цифровые каналы передачи данных и управления.

Задержка ретранслированных стимулов относительно собственных щелчков бабочки складывалась из времени распространения акустической волны от бабочки к микрофону, программно установленной задержки при преобразовании сигнала в электронном генераторе (10) и времени движения волны от излучателя обратно (13) к бабочке. После генерации стимулирующего щелчка повторный его запуск от микрофона блокировался специальной электронной схемой примерно на 6 мс, тем самым подавлялись возможность автовозбуждения по прямому каналу излучатель звука - микрофон.

При использовании метода ретрансляции необходимо всячески уменьшать уровень акустических отражений от рабочей поверхности излучателя, регистрирующего микрофона и других элементов установки для того, чтобы "пассивное" эхо от этих предметов не маскировало стимул. Эта задача нами была частично решена путем установки наклонных плоскостей и конических насадок, снижавших уровень эха в направлении подопытного насекомого. Мембрану микрофона ориентировали под углом к направлению на бабочку, при этом отраженные от микрофона акустические волны распространялись преимущественно вбок от насекомого. Перед акустическим излучателем был установлен рассеивающий конус, изготовленный из пористой бумаги. Идея такой конструкции заключалась в том, что падающая от насекомого на мембрану излучателя акустическая волна проходит поверхность конуса 2 раза - до и после отражения от мембраны. В этом случае происходит значительное подавление уровня отраженной волны. Волны акустического стимула на пути от излучающей мембраны до бабочки преодолевают бумажный конус только один раз с затуханием 6 дБ. Это ослабление сигнала было скомпенсировано пропорциональным увеличением управляющего напряжения на выходе усилителя мощности.

Для имитации естественных изменений эхолокационной обстановки рядом с летящей бабочкой интервал готовности к ретрансляции был представлен четырьмя последовательными частями длительностью 0.2 с каждая. В трех промежуточных интервалах аппаратура не отвечала эхоподобным сигналом насекомому. Цикл готовности примерно соответствовал динамике изменения уровня эха при пролёте бабочки мимо четырех плоских преград. Введение режима прерывистой стимуляции повысило вероятность появления ответных реакций подопытных насекомых, несмотря на уменьшение общего времени акустического взаимодействия бабочек с аппаратурой. Далее в тексте мы будем называть "стимулом" весь такой цикл готовности при наличии на его фоне хотя бы одного акустического контакта (т.е. связанной пары: собственный щелчок бабочки - эхостимул). За начало автоматического отсчета времени стимула длительностью 1.4 с был принят момент первого такого контакта ("стартовый" щелчок).

После каждой регистрации реакции бабочки на эхостимулы следовала аналогичная регистрация, но без звуковой стимуляции (контрольная). Введение контроля позволило более полно оценить характер поведения насекомых в промежутках между стимулами. Интервалы между рабочими и контрольными регистрациями составляли в среднем 6 с и менялись от раза к разу случайным образом в пределах 3-9 с. Во время контрольных регистраций синхроимпульс программно отключался от генератора стимулов. Во всём остальном управляющая программа продолжала работать в обычном режиме, как бы имитируя готовность к ретрансляции.

При постановке экспериментов очень важно было определить, какую форму поведения бабочек можно считать их реакцией на эхо. Сходная проблема возникла и была решена в свое время при исследованиях реакций летучих мышей на модельные стимулы. Как оказалось, признаком обострения внимания мышей к биологически значимой эхолокационной информации может служить учащение ими эмиссии зондирующих сигналов (Grinnell, Griffin, 1958). Эти изменения отличались повторяемостью и легко могли быть зарегистрированы. Оставался открытым вопрос, как поведут себя совки в аналогичных ситуациях?

5.2.1. Спонтанная и фоновая эмиссия щелчков

Наличие исходной спонтанной акустической активности у подопытного насекомого - необходимое условие для проведения опыта с ретрансляцией, поскольку стимул, по определению, формируется только в ответ на собственный щелчок бабочки. От уровня исходной акустической активности существенно зависит успех всего опыта.

Совки в условиях закреплённого полёта обычно щелкают редко и нерегулярно. В качестве критерия достаточности нами установлена средняя частота эмиссии 1 акустический импульс в секунду (см. рис.52, *а*). При таком темпе излучённый бабочкой щелчок с большой вероятностью совпадёт по времени с интервалом ожидания стимулирующей аппаратуры (1.4 с) и, как следствие, бабочке будет ретранслирован эхоподобный стимул.

Поскольку в наших экспериментах применялась циклическая стимуляция, под фоновой активностью насекомого принято его акустическое поведение вне интервалов стимуляции и ближайшего последействия (вне интервала длительностью 2.8 с от первого эхолокационного контакта в каждом сеансе ретрансляции).

Щелчки совок следуют во времени не совсем случайным образом. Некоторые формы группирования этих импульсов в пары или серии были описаны ранее (раздел 3.1.4.). За счёт статистических закономерностей в изменении интервалов между щелчками оценка влияния стимуляции на динамику акустической эмиссии может оказаться существенно искажённой. Особенно опасной с точки зрения потенциальных артефактов является квазирегулярная пачечная эмиссия щелчков (см. рис.52, *б*). Генерация очередной пачки импульсов может провоцироваться стимулами разных модальностей, например внешними звуками или резким движением экспериментатора в поле зрения насекомого. Если у бабочки наблюдалась также фоновая генерация отдельных щелчков, то ретрансляционный ответ может вызвать сильный пачечный разряд, обычно сопровождающийся стереотипным рывком насекомого в сторону. На суммарных гистограммах такая активность обычно выглядит как сильная реакция на стимулы, поэтому для снижения вероятности ошибочных выводов в программу экспериментов были включены контрольные регистрации. Экземпляры с характерным ритмическим рисунком акустической активности в опытах старались не использовать, а при формировании результирующей

гистограммы из накопленных данных исключали все сомнительные реализации. При их "опознании" помогал анализ осциллограмм двигательной активности насекомого. Нередко в середине опыта, обычно после повторного закрепления бабочки на датчике движения, эффект пачечной активности у неё исчезал полностью.

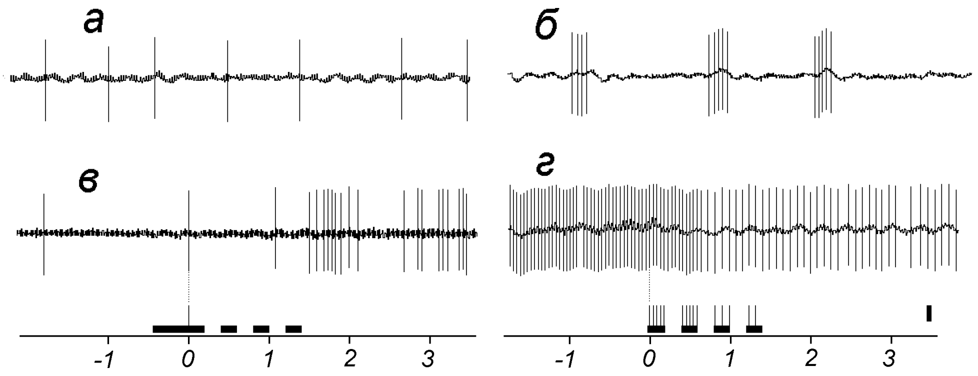


Рис.52. Примеры фоновой акустической активности совок: ***а*** - редкие щелчки, следующие с интервалом порядка 1 с; ***б*** - "пачечная" активность; *в* - усиление фоновой активности после ретрансляции бабочке стимулов с уровнем на 2 дБ ниже порога чувствительности; *г* - уменьшение частоты акустической эмиссии в результате действия надпороговой стимуляции. По горизонтальным осям – время в секундах от первого акустического контакта. Масштаб отклонения бабочки от положения равновесия (широкая вертикальная линия в правой части рисунка) – 0.5 мм.

Фоновая активность совок в промежутках между сеансами ретрансляции существенно зависела от амплитуды эхостимулов. Наиболее заметный эффект длительного (несколько минут) учащения эмиссии щелчков обычно наблюдался непосредственно после первой стимуляции с уровнем на 1-2 дБ ниже порога (см. рис.52, *в*). Сигналами, на 6 дБ и более превышавшими порог, можно было частично подавить эмиссию (см. рис.52, *г*), однако стабильность и знак таких реакций неоднозначно зависели от уровня стимулов. По опыту экспериментальной работы с совками складывается впечатление, что степень подавления или усиления фоновой активности в надпороговой области определялась ещё какими-то неучтёнными факторами.

Стимуляция влияла также на структуру распределения интервалов между щелчками в сторону группирования импульсов в последовательность серий (такая тенденция видна на рис.53, *в, е* в правых частях осциллограмм). При построении контрольных гистограмм распределения щелчков во времени подобная структурированность эмиссии приводила к повышенной неравномерности огибающей графика вслед за "стартовым" щелчком (см. рис.54, *в, г*).

5.2.2. Вызванная модуляция параметров эмиссии эхолокационных сигналов

Все рабочие осциллограммы ответов совок на эхоподобные стимулы (см. рис.52, *в, г*; рис.53) оформлены по единому типу: центральная линия, на которую наложены быстрые колебания, - это осциллограмма смещения бабочки в горизонтальной плоскости. Сдвиг линии вверх соответствует стремлению насекомого лететь к источнику эха, соответственно, вниз - от источника. На осциллограммы наложены вертикальные линии, отмечавшие моменты эмиссии бабочкой щелчков. По горизонтальной оси внизу - текущее время в секундах с момента первого эхолокационного контакта. Черными полосами на оси абсцисс обозначены периоды такого состояния стимулирующей аппаратуры, когда она была готова ответить эхом на каждый акустический щелчок насекомого. Отдельными черточками выше полосы готовности к стимуляции обозначены моменты ретрансляции эхоподобных стимулов.

Учащение акустической эмиссии. На фоне невысокой фоновой активности (средняя частота повторения щелчков <3 $с^{-1}$) наиболее типичная форма реакции совок на ретрансляцию - учащение эмиссии щелчков (см. рис.53, *а* и *б*). Именно реакции такого рода в сопоставлении с предшествовавшей стимулу фоновой активностью служили исходным материалом для последующего статистического анализа достоверности ответа тестируемого экземпляра (обычно при таком анализе использовались результаты десяти последовательных предъявлений однотипных стимулов (гистограмма на рис.54, *а*)). Следует отметить, что в канале накопления гистограммы, соответствующем "0", число импульсов либо равно, либо больше общего числа регистраций, использованных при построении гистограммы, так как начало отсчета стимула (либо его имитации) всегда совпадало с моментом эмиссии собственного щелчка бабочки. Это приводило к появлению на гистограммах узких пиков, занимающих один канал в точке "0".

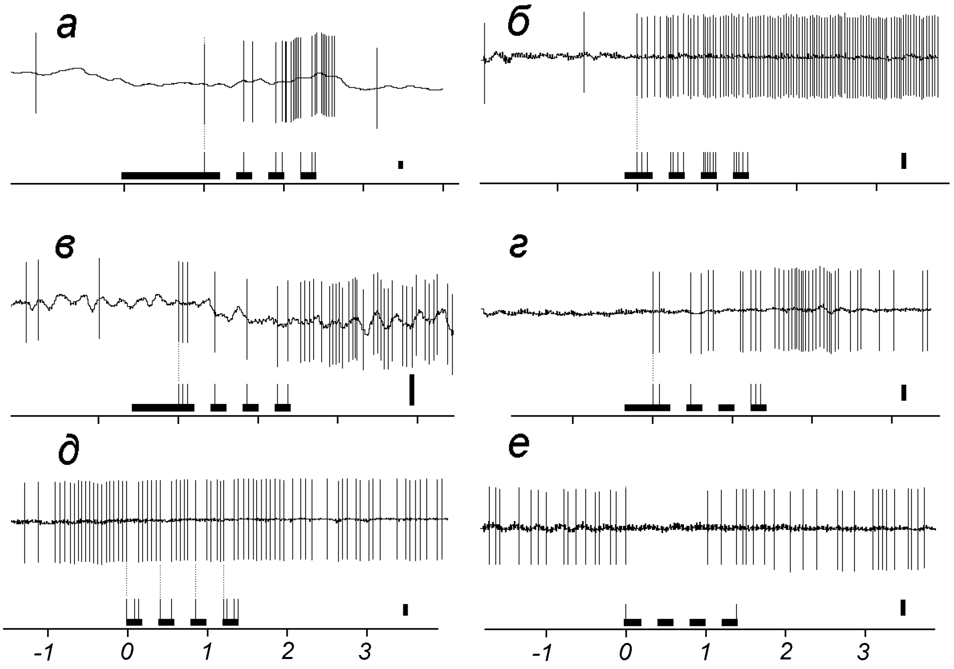


Рис.53. Примеры реакций совок на ретрансляцию эхоподобных щелчков. I. Учащение эмиссии щелчков*:* ***а*** - *A. fucosa* (65 дБ), ***б*** - *E. paleacea* (40 дБ), ***в*** – *A. segetum* (35 дБ), *г* - *E. paleacea* (29 дБ). II. Подавление акустической активности: ***д*** - *B. satura* (29 дБ), ***е*** - *B. satura* (20 дБ). Непрерывные линии отражают смещение бабочек в горизонтальной плоскости, смещение линии вниз соответствует стремлению насекомого повернуть от источника стимула. Вертикальные линии - моменты эмиссии бабочками эхолокационных сигналов. По горизонтальным осям – время в секундах от первого акустического контакта. Черными прямоугольниками на оси времени обозначены периоды готовности установки к ретрансляции, общее время стимуляции 1.4 с (в сумме 4 фрагмента длительность по 0.2 с и три пассивных участка); вертикальные линии на фоне готовности - моменты появления ретранслированных эхосигналов. Масштаб отклонения бабочки от положения равновесия (широкая вертикальная линия в правой части рисунка) – 0.5 мм.

Реакция учащения зачастую начиналась только после второго или третьего подкрепления стимулом (см. рис.53, *а*), но затем, в процессе многократного тестирования, бабочки начинали чаще щелкать сразу после первых эхолокационных контактов, т.е. реагировали на стимуляцию с меньшими латентными периодами (см. рис.53, *б*). Задержки ответов совок можно объяснить тем, что только со второго или третьего предъявления эхоподобного стимула бабочка может определить в высокой вероятностью, что входной сигнал действительно связан с её собственными щелчками. Следует также учитывать, что отсутствие каких-либо адекватных изменений в поле зрения подопытных насекомых могло вызывать их недоверие к эхолокационной информации.

При потере акустического контакта со стимулирующей аппаратурой обычно наблюдался дополнительный прирост активности (см. рис.53, *б - г*). Собственно, именно на основе этих наблюдений период готовности к стимуляции нами был разделён тремя пассивными промежутками. В таком режиме, несмотря меньшее общее время готовности аппаратуры к ретрансляции, наблюдалась, в среднем, более высокая активность подопытных насекомых. Как правило, учащение становилось заметным, когда после окончания стимуляции один или два щелчка не "подтверждались" искусственным эхом. Резкое исчезновение эха для бабочки, скорее всего, означало ошибку в ориентации и, следовательно, необходимость многократной перепроверки данных. Сходный эффект был зарегистрирован нами ранее при предъявлении совкам на экране изображения летящего им навстречу ствола дерева (раздел 6.1.). В этих опытах учащение щелчков начиналось при "сближении со стволом" и затем продолжалось ещё несколько секунд, уже после исчезновения изображения с экрана (Лапшин, 1996). По-видимому, совки начинают чаще щёлкать при утере визуального или эхолокационного контакта с препятствием, которое только что находилось "непосредственно рядом".

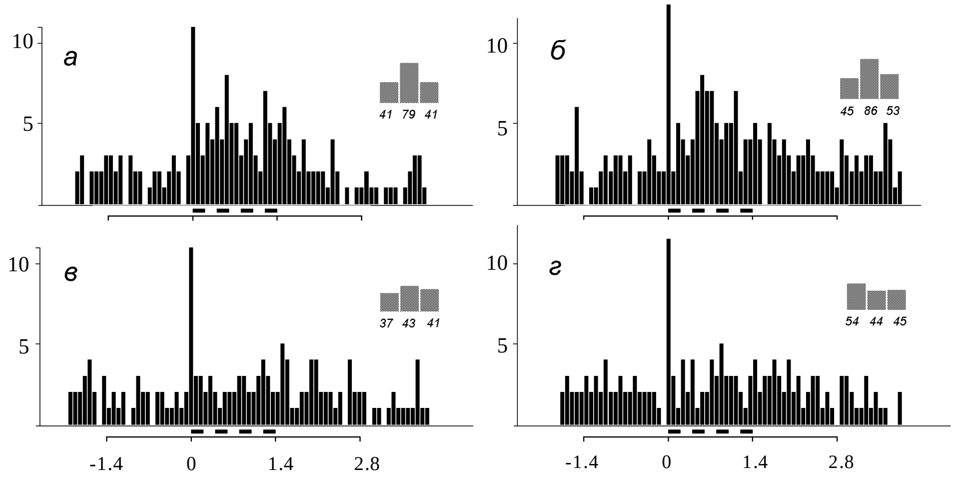


Рис.54. Гистограммы распределения акустических щелчков совок. Точке "0" на оси времени соответствует момент первого акустического контакта насекомого со стимулятором; по вертикальным осям - количество импульсов в канале накопления шириной 80 мс. Четырьмя прямоугольниками (от 0 до 1.4 с) обозначены периоды готовности аппаратуры к ретрансляции. Стимулы: ***а*** - синтезированные эхоподобные щелчки с амплитудой 60 дБ УЗД; ***б*** - ретранслированные собственные сигналы бабочки с ослаблением –25 дБ; ***а, в*** - опыт, контроль (*X. c-nigrum*); ***б, г*** - опыт, контроль (*T. atriplicis*). Каждая гистограмма построена по результатам 10 регистраций. Высота каждого из трех заштрихованных прямоугольников при гистограммах соответствует суммарному количеству щелчков на отрезках времени (-1.4 с - 0) - фоновая активность, (0 – 1.4 с) - активность на фоне действия стимула и (1.4 – 2.8 с) - в последействии. При контроле (***в, г***) стимулирующая аппаратура не отвечала бабочке ретранслированными сигналами.

При частой эмиссии щелчков (>10 с$^{-1}$) нередко наблюдалась инверсия ответа - реакция выражалась в вытормаживании активности на время от 60 мс до 1-2 с - бабочки как бы "запинались" на первом-втором эхолокационном контакте (см. рис.53, *д, е*). Признаки такого вытормаживания реально наблюдаемы только при высокой частоте эмиссии.

Амплитуда ретранслированных стимулов существенно, но не всегда предсказуемо, влияла на характер ответов совок. Например, один из исследованных экземпляров *Agrotis ipsilon* Hufn. отвечал на ретрансляцию снижением темпа акустической эмиссии, но с одной очень характерной деталью: вскоре после первого эхолокационного контакта следовал повторный щелчок (см. рис.55, *а*). При снижении амплитуды стимулов в три раза (до 60 дБ УЗД) у того же экземпляра наблюдалось существенное учащение импульсации (см. рис.55, *б*). Эта тенденция сохранилась при ещё более низкой амплитуде ответных щелчков - 50 дБ УЗД (см. рис.55, *в*) (Лапшин, 2000). В последующих экспериментах индивидуальный подбор амплитуды стимулов

позволил увеличить вероятность регистрации ответов подопытных насекомых и в дальнейшем перейти к измерению эхолокационных порогов.

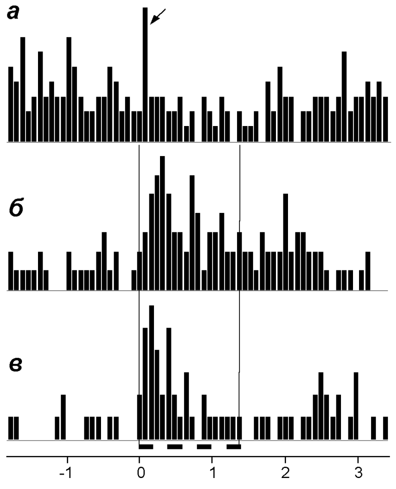


Рис.55. Гистограммы распределения акустических щелчков совки *A. ipsilon* в процессе ее стимуляции ретранслированными сигналами. По горизонтальной оси – время в секундах от первого акустического контакта. По вертикальным осям - количество импульсов в канале накопления шириной 80 мс. При больших уровнях стимула (***а*** – 70 дБ УЗД) наблюдалось подавление акустической активности бабочки, которое сменилось ростом активности при стимуляции более слабыми сигналами (***б*** – 60 дБ и ***в*** – 50 дБ УЗД). Стрелкой указан пик, соответствующий тем щелчкам, которые бабочка излучала сразу после первого акустического контакта. Щелчки первого контакта при построении гистограмм не учтены. Каждая гистограмма построена по результатам 10 предъявлений.

Вызванные изменения амплитуды щелчков бабочек. При формировании синхроимпульсов, необходимых для запуска эхоподобных стимулов, из всего потока высокочастотных звуков, издаваемых летящим насекомым, аппаратно выделялись наиболее громкие из них, с пиковой амплитудой более 70 дБ УЗД. Эта мера защищала канал стимуляции от шумов, связанных с полётом (раздел 3.4.). Таким образом, в критерии реакции насекомого (учащение эмиссии щелчков) неявным образом присутствовала амплитуда щелчка в качестве нормирующего параметра. По этой причине регистрируемый в опыте эффект учащения мог наблюдаться как при реальном возрастании темпа акустической эмиссии, так и при увеличении уровня излучаемых бабочкой сигналов. В реальности имели место оба эффекта - у совок ответное учащение эмиссии нередко сопровождалось ростом амплитуды щелчков.

На рис.56 показан пример сложного варианта модуляции параметров акустического ответа на ретрансляцию эхоподобных стимулов. Исходно подопытная бабочка щелкала довольно часто. При таком режиме эмиссии для повышения "контрастности" регистрируемых реакций уровень срабатывания амплитудного дискриминатора был поднят с исходных 70 до 75 дБ УЗД. На рисунке каждый щелчок изображён на оси времени вертикальной чертой, высота которой линейно соответствует пиковой амплитуде щелчка (независимо от его полярности).

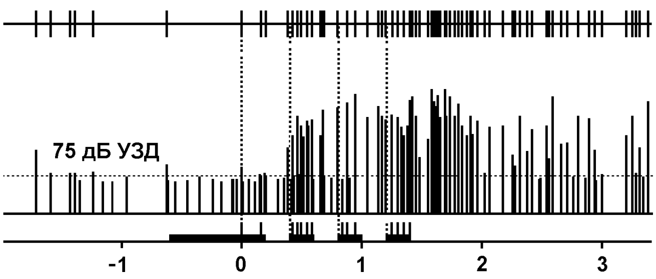


Рис.56. Пример реакции совки *A. pyramidea* на ретрансляцию эхоподобных стимулов. Отдельные щелчки представлены вертикальными линиями, высота которых линейно соответствует пиковой амплитуде. По горизонтальной оси - время с момента первого акустического контакта со стимулирующей аппаратурой. Пунктирная линия - уровень срабатывания формирователя эхоподобных стимулов. На линейке вверху отмечены моменты появления импульсов на выходе формирователя. Реакция бабочки была выражена в учащении щелчков и увеличении их амплитуды.

На рис.56 видно, что в фоновой активности подопытной бабочки изредка наблюдались акустические импульсы надпороговой амплитуды (т.е. более 75 дБ УЗД), один из которых и

стал "стартовым" в цикле стимуляции (ноль на временной шкале - начало отсчёта от первого эхолокационного контакта). Далее наблюдалось резкое увеличение как частоты повторения щелчков, так и их амплитуды (на 6÷7 дБ). В течение первой секунды стимуляции произошло разделение сигналов по уровню на две обособленные группы. В одной группе (уровень менее 75 дБ УЗД) амплитуда в процессе стимуляции не изменялась, но произошло снижение частоты следования щелчков. Темп их повторения постепенно стал восстанавливаться со второй секунды, уже после окончания цикла ретрансляции.

Основные изменения наблюдались в пределах группы сигналов, с амплитудой, исходно превышавшей 75 дБ УЗД. Процесс усиления активности начался перед вторым периодом стимуляции (0.3 с по шкале времени) и дополнительно усилился на фоне действовавшей ретрансляции. Далее последовало снижение частоты эмиссии, но без уменьшения амплитуды щелчков. Второй этап резкого увеличения темпа эмиссии опять же начался до начала четвёртого периода готовности к акустическому ответу (примерно 1.1 с), затем был поддержан ретрансляцией и продолжался в последействии с постепенным уменьшением амплитуды щелчков и частоты их генерации.

Таким образом, в опытах с ретрансляцией нами был обнаружен феномен разделения генерируемых бабочкой импульсов на две группы, различающиеся по пиковой амплитуде и динамике её изменения. Такое разделение логично связать с тем, что акустические генераторы совок представляют собой две симметрично расположенные пары комплементарных зон на скутуме метаторакса и в основании передних крыльев (см. рис.9; Лапшин, Воронцов, 2000б), другими словами, генераторов - два. Какой из них, ипси - или контралатеральный по отношению к излучателю, дополнительно активируется бабочкой на фоне стимуляции, ещё предстоит выяснить.

Изменения в амплитуде щелчков, происходящие по описанной выше схеме, наиболее характерны для первых сеансов ретрансляции. После первичной активации амплитуда щелчков сохраняется высокой в течение нескольких минут. Если до самопроизвольного спада уровня эмиссии бабочка получает эхоподобный стимул, генерация высокоамплитудных щелчков поддерживается более длительное время. Возрастание амплитуды щелчков при лоцировании реальных преград должно приводить к пропорциональному росту уровня эха на входе слуховой системы. Возможно, что корреляция амплитуды прямого и отраженного сигналов является для совок важным фактором в логике обработки эхолокационной информации.

5.2.3. Стимуляция совок переизлучёнными собственными щелчками

Из опытов, показавших, как может происходить амплитудная модуляция акустической эмиссии совок на фоне предъявления им эхоподобных стимулов, следует вполне логичная идея стимулировать бабочек их собственными щелчками, используя для ретрансляции сигналы, зарегистрированные микрофоном. Однако в буквальном исполнении такая стимуляция невозможна, поскольку аппаратура вносит неизбежные искажения в процессе регистрации и переизлучения исходных сигналов. Поэтому следует предварительно оценить, какие искажения являются принципиальными с точки зрения чистоты эксперимента, а с какими можно мириться, по крайней мере, на начальных этапах проведения подобных опытов.

Первым существенным препятствием на пути реализации идеи ретрансляции бабочки её собственных щелчков являются другие звуки, производимые самим летящим насекомым, и шумы микрофонного усилителя. Проблема в том, что отдельный щелчок даже при наиболее частой эмиссии примерно в 300 раз короче по времени интервала между щелчками. Ориентировочные расчёты показывают, что энергия щелчков становится равной энергии шумов при уровне последних 45 дБ УЗД. В то же время, четвертьдюймовые широкополосные микрофоны, используемые для регистрации высокочастотных звуков (например, 4135 Brüel & Kjær), по ряду причин имеют низкую акустическую чувствительность. Для получения электрического сигнала достаточной амплитуды требуется его многократное усиление, что

приводит к пропорциональному росту шумов на выходе микрофонного усилителя. В результате, если применить прямую трансляцию, насекомое будет стимулироваться в основном не задержанными во времени собственными сигналами, а техническими шумами.

Эта проблема может быть частично разрешена, если электронными средствами подавить помехи в паузе между щелчками. Однако такая система по определению является пороговой. При высоком пороге срабатывания существует опасность подавления эхолокационных щелчков небольшой амплитуды, а при низком пороге увеличивается вероятность проникновения на выход стимулятора шумовых выбросов, не связанных с активностью подопытного насекомого.

Вторая проблема - неизбежное искажение спектра исходного сигнала излучателем - связана с уже обсуждавшейся проблемой борьбы с "пассивным" эхом. Дело в том, что при выполнении требования уменьшить размер или коэффициент отражения поверхности излучателя неизбежно вследствие физических закономерностей будет изменяться передача отдельных составляющих спектра и, как следствие, искажаться форма излучаемого щелчка.

Третья проблема связана с нормированием стимула. В типовой схеме опыта подопытной бабочке в качестве ответа на её щелчки излучались акустические импульсы фиксированной амплитуды (в пределах одной регистрации). В норме, перед началом и в конце эксперимента аппаратура калибруется по амплитуде, поэтому в любой момент опыта с высокой надёжностью известны характеристики стимулов. В случае ретрансляции бабочке её собственных щелчков основным нормирующим параметром становится коэффициент ослабления сигнала при его прохождении от микрофона к излучателю и далее к бабочке. Измерение этого параметра при помощи стандартной калибровочной аппаратуры представляет собой сложную задачу и требует учёта акустических характеристик экспериментальной зоны вокруг насекомого, знания особенностей диаграммы направленности излучения и некоторых других параметров.

При подготовке к таким экспериментам первые две трудности нам удалось решить, а третья осталась нерешенной из-за отсутствия точных сведений о пространственных характеристиках акустического излучения совок. Тем не менее, пробный эксперимент был проведен на представителе "трудного" для ретрансляционных опытов вида *T. atriplicis*. В этом опыте был получен результат в виде достоверного учащения ответной эмиссии (см. рис.54, *б*). Коэффициент ослабления стимулирующего сигнала приблизительно составлял –25 дБ, т.е. ретранслированный щелчок возвращался к бабочке ослабленным в 18 раз по сравнению с её собственным сигналом.

Несмотря на первые положительные результаты, эти эксперименты пока представляются не слишком перспективными с точки зрения ценности получаемых результатов. Однако в будущем, уже при использовании бинауральной стимуляции, такой метод формирования стимулов может стать основным.

5.2.4. Измерение эхолокационных порогов

Измерение порогов поведенческих реакций совок на стимуляцию эхоподобными сигналами стало возможным после многочисленных усовершенствований ретрансляционной методики и на основе многолетнего опыта работы с этими насекомыми. На настоящий момент пороги реакций измерены у семи видов совок: *E. paleacea, B. satura, A. perflua, A. pyramidea, Amphipyra tragopoginis* L., *M. brassicae, A. segetum* (Лапшин, Воронцов, 2005а).

На рис.57 приведены гистограммы распределения щелчков при трёх уровнях эхоподобных стимулов, задержанных относительно собственных щелчков бабочек на 0.5 мс. Обычно, в ответ на предъявление летящим совкам стимулов с подпороговым уровнем (например, Th-2, дБ) наблюдался характерный подъём их акустической активности, длящийся нескольких минут (гистограммы на рис.57, *а* и *б*). При амплитуде стимулов Th-(Th+4) средняя частота повторения щелчков в ответ на стимул становилась больше по сравнению с предшествовавшей фоновой активностью ("быстрый" тип реакции – см. рис.57, *в*), но уже при превышении порога на 6 дБ и более у подопытных насекомых могло развиться долговременное подавление эмиссии щелчков.

При ещё больших уровнях стимуляции (превышение над порогом 20-30 дБ) у совок неоднократно была зарегистрирована ответная активация акустической активности (Лапшин, Воронцов, 2000а), но индивидуально не столь стабильная, как на фоне околопороговой стимуляции.

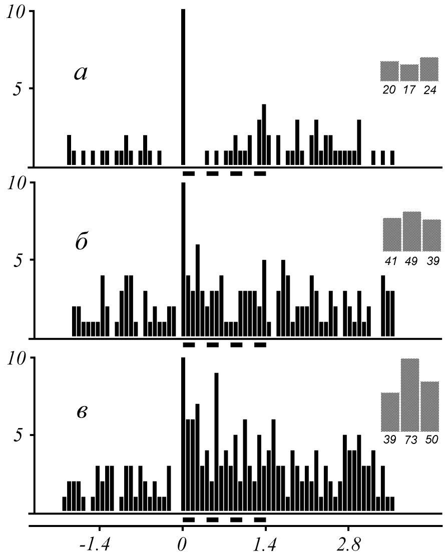


Рис.57. Нарастание акустической активности совки *B. satura* в ходе одного опыта при измерении уровня стимуляции в околопороговой области: ***а*** – 24 дБ УЗД, ***б*** – 26 дБ УЗД, ***в*** – 28 дБ УЗД (порог реакции). Время задержки эхоподобных стимулов 0.5 мс. По горизонтальной оси - время с момента первого акустического контакта в отдельном предъявлении, по вертикальной оси - количество импульсов в канале накопления 80 мс. Высота каждого из трех заштрихованных прямоугольников при гистограммах соответствует суммарному количеству щелчков на отрезках времени (-1.4 с - 0) - фоновая активность, (0 – 1.4 с) - активности на фоне действия стимула и (1.4 – 2.8 с) - в последействии. Каждая гистограмма построена по 10 предъявлениям однотипных стимулов.

В качестве порога реакции учащения акустической эмиссии была принята такая амплитуда ретранслированных стимулов (в дБ УЗД), при которой общее количество щелчков, излучённых подопытной бабочкой, на интервалах стимуляции (1.4 с) было достоверно больше суммы щелчков на равных по продолжительности временных интервалах непосредственно предшествовавших стимуляции (парный критерий Вилкоксона, *H*o<0.05; рис.57, *в*). Щелчки первых эхолокационных контактов при расчёте достоверности относили к фоновой активности (Лапшин, Воронцов, 2003а).

Аналогично исследовали ответы бабочек при подпороговом уровне стимула (обычно на 2 дБ ниже найденного ранее порога, рис.57, *б*). В этих случаях превышение акустической активности в ответ на стимуляцию не должно было быть достоверным. Принятый нами критерий порога имел наиболее чёткую границу раздела по признаку "наличия / отсутствия" ответной реакции. Использование других особенностей ответов совок при определении порогов, как, например, снижение акустической активности на фоне действия слабых стимулов (см. рис.53, *е*) или развитие постстимульной активности (см рис.53, *в* и *г*) не давало возможности получать достоверный материал в компактной серии опытов. Эти признаки использовались как дополнительные, позволявшие удостовериться в правильности выбранного нами уровня стимуляции.

5.2.5. Функция восстановления слуховой чувствительности совок после эмиссии собственного щелчка

В главе 4 было показано, что для обеспечения способности бабочек к эхолокации сильные сигналы типа собственных щелчков должны подавлять ответную активность слуховых рецепторов насекомых. В то же время, из наших пробных экспериментов с ретрансляцией следовало, что совки способны воспринимать эхоподобные стимулы, следующие с задержками порядка 0.5 мс после эмиссии собственных щелчков (Лапшин, Воронцов, 2000а). Таким образом, можно сделать вывод, что слуховая чувствительность этих бабочек в постэмиссионный период восстанавливается за время, не превышающее 0.5 мс.

После кратковременного ударного воздействия собственного щелчка мембрана тимпанального органа в течение некоторого времени будет совершать затухающие колебания. Для обеспечения нормального функционирования эхолокационной системы восстановление чувствительности рецепторов должно происходить постепенно и соизмеримо по времени с процессом снижения амплитуды колебаний мембраны до подпорогового уровня. Как показали расчёты, это время составляет порядка 200÷230 мкс при частоте резонанса тимпанальной мембраны 45 кГц и 320÷390 мкс при частоте 20 кГц (раздел 4.5.1.). Внешним проявлением процесса восстановления чувствительности могла бы служить адекватная зависимость эхолокационных порогов

поведенческих реакций совок от времени задержки эхоподобных стимулов. Такая зависимость нами была получена.

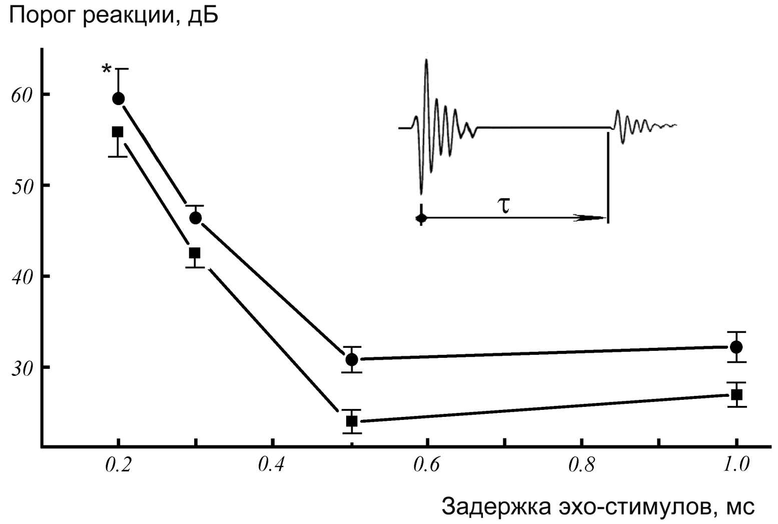


Рис.58. Зависимость порогов поведенческих реакций совок от времени задержки эхоподобных стимулов: *E. paleacea* (●) и *B. satura* (■). В верхней части рисунка дана схема определения задержки эхоподобного стимула (τ).

При использовании стимулов, следующих с очень малыми задержками (порядка 0.2 мс) относительно собственных щелчков бабочек, эквивалентное задержке расстояние эхолокации (3.3 см) становится соизмеримым с длиной крыльев совки средних размеров (примерно 2.5 см). Поскольку суммарное время распространения акустической волны от источника звука до микрофона и, затем, от излучателя обратно к источнику входит в общую задержку в качестве неустранимого слагаемого, необходимо, насколько это возможно, приближать излучатель и микрофон к телу насекомого. В то же время устанавливать что-то непосредственно рядом с летящей бабочкой нежелательно, так как физические преграды создают сопротивление для аэродинамических потоков от её машущих крыльев. Для компромиссного разрешения этих противоречий при измерении эхолокационных порогов совок микрофон был установлен непосредственно под телом бабочки, в зоне, где крылья в процессе маховых движений не сходятся вместе, образуя угол 90÷120°. За счёт близкого положения микрофона к источнику щелчков (2÷2.5 см от тела бабочки) появилась возможность увеличить расстояние до излучателя (3.5÷4 см). С учётом суммарного времени распространения акустических волн минимально возможная задержка ответного стимула в наших опытах составляла примерно 0.2 мс. На рис.58 приведены графики зависимостей поведенческих порогов совок от времени задержки эхоподобного стимула. У двух исследованных видов минимальные пороги наблюдались при задержке 0.5 мс: *E. paleacea* - примерно 31 дБ УЗД и *B. satura* - 25 дБ УЗД. При переходе к задержке 1 мс чувствительность бабочек к ретранслированным стимулам изменялась незначительно (в сторону увеличения на 1÷3 дБ), тогда как при меньших задержках пороги росли с нарастающей крутизной: при переходе от 0.5 мс к 0.3 мс - на 16÷18 дБ (в 6÷8 раз) и при переходе к 0.2 мс - на 29 дБ (в 28 раз). Такая тенденция сохранялась и в тех опытах, где у стабильно щелкавших экземпляров удалось измерить индивидуальные пороги при разных задержках.

Пиковая амплитуда собственных щелчков совок варьировала в пределах 70÷90 дБ УЗД, наиболее характерная амплитуда – 78÷82 дБ УЗД. Нам не удалось обнаружить какую-либо связь между значениями регистрируемых порогов и амплитудой щелчков.

В процессе ретрансляции на входе тимпанального органа одновременно присутствовали два сигнала, имевшие соизмеримые уровни: ретранслированный эхоподобный стимул и пассивное эхо от излучателя. В зависимости от времени задержки стимула действие пассивного эха должно было оказывать различное влияние на получаемые результаты.

При малых задержках пассивный и ретранслированный сигналы алгебраически суммировались на тимпанальной мембране. Из-за неопределённости фазовых соотношений между гармониками двух сигналов такое суммирование должно было приводить к амплитудным выбросам, превышавшим заданный уровень стимуляции примерно в два раза. Если совка реагировала на подобные выбросы, то измеренные пороги её реакций при задержке 0.2 мс могли оказаться ниже на 6 дБ (в 2 раза меньше) по сравнению порогами на естественное эхо от плоской поверхности.

С другой стороны, для того чтобы бабочка могла почувствовать ретранслированный сигнал, последний должен был иметь амплитуду, не существенно меньшую пассивного эха, в противном случае стимул будет "маскироваться" в отражении. Следует отметить, что в естественной обстановке после эмиссии совкой щелчка на входах её тимпанальных органов также будут присутствовать помехи, представляющие собой сумму затухающих колебаний тимпанальной мембраны, многочисленных воздушных полостей в теле насекомого и ячеистых фрагментов крыльев.

Для оценки влияния пассивного эха на значения измеренных порогов были проведены дополнительные опыты с совками *B. satura*, показавшими большую чувствительность по сравнению с *E. paleacea*. В этих опытах в качестве излучателя был использован малогабаритный пьезокристалл в конусной оправе, дававший столь слабое эхо в сторону бабочки, что его не удалось измерить. При задержке 0.2 мс пороги оказались в среднем на 6 дБ выше (62 дБ УЗД) по сравнению с результатами, полученными с использованием конденсаторного излучателя (56 дБ УЗД), т.е. основное влияние на измерение порогов при малых задержках оказывает действие суммации пассивного эха и стимула. Пьезокристалл вследствие своих физических особенностей излучал щелчки, имевшие частотный спектр, отличный от собственных щелчков бабочек, поэтому результаты дополнительного тестирования совок следует пока рассматривать как предварительные.

При бóльших задержках (>0.3 мс), когда акустическая суммация пассивного эха и стимула на уровне тимпанальной мембраны становится маловероятной, на первый план выходит влияние временной суммации на рецепторной мембране. При равноэффективной амплитуде щелчков в паре, регистрируемые пороги могли уменьшаться на 3÷4 дБ по сравнению с единичным эхом (Лапшин, Фёдорова, 1996). Тем не менее, графики 58 построены по исходным измерениям, без коррекции, учитывающей влияние пассивного эха, поскольку бабочка в естественной обстановке редко имеет дело с одиночными отражениями.

Полученная экспериментальная зависимость порогов от времени задержки эха может служить в комплексе с другими данными доказательством способности совок к эхолокации, причём по динамике восстановления чувствительности слуховой системы легко определяется диапазон актуальных дальностей лоцирования: интервалам 0.4-1 мс соответствует диапазон расстояний 6-16 см. Эта оценка хорошо согласуется с результатами расчётов дальности действия эхолокатора совок (14 см), полученными нами ранее (раздел 5.1.1.).

Небольшой подъём поведенческих порогов, наблюдавшийся при увеличении задержки в диапазоне 0.5-1 мс, скорее всего, действительно существует, так как этот эффект наблюдался как на индивидуальных, так и на усредненных графиках обоих видов совок. Подъём порогов при увеличении задержки можно объяснить динамическим сдвигом резонанса тимпанальной мембраны "вниз" по частотной оси (раздел 4.3.3.). Можно предположить, что бабочка, перестраивая резонанс тимпанальной мембраны в процессе акустического зондирования, решает кроме защитной и ещё одну задачу: ограничивает восприятие эха от препятствий, расположенных на больших (>20 см) расстояниях. Подобное ограничение может снизить информационную перегрузку ЦНС в процессе быстро протекающей обработки эхолокационной информации.

5.2.6. Способность к восприятию эха представителями различных подсемейств совок

Многие виды совок не дают массового лета на свет или пищевые аттрактанты. За одно лето можно рассчитывать на поимку лишь нескольких экземпляров определённого вида, что затрудняет получение однородного экспериментального материала даже на протяжении нескольких рабочих сезонов. С этой точки зрения **метод ретрансляции более подходит для пробных исследований, так как с его помощью можно работать и получать достоверные данные с отдельными представителями того или иного таксона.**

В таблице приведен список 24 видов совок, представители которых показали достоверные реакции на ретранслированные эхоподобные щелчки, следовавшие с задержкой порядка 0.5 мс относительно собственных сигналов бабочек.

Для успешного измерения эхолокационных порогов бабочек необходимо знать особенности их поведения в экспериментальной обстановке. Дефицитом таких знаний, в частности, можно объяснить широкий диапазон значений амплитуды стимулов, при которых были получены ответные реакции совок. По-видимому, эти данные ещё будут уточняться, но уже на сегодняшний день они указывают на перспективность работы с представителями исследованных видов.

Как показали наши наблюдения, процесс взаимодействия подопытной бабочки с ретранслирующей аппаратурой носит скоротечный и не всегда предсказуемый характер. Компьютерное управление экспериментальной установкой дало возможность быстро её перенастраивать и затем вести опыт в темпе активности конкретного экземпляра и с учётом особенностей его поведения, обеспечивая тем самым наиболее адекватную стимуляцию. Сами ретранслированные сигналы в общем случае описываются большим количеством параметров, каждый из которых мог быть значимым для того или иного вида: амплитуда, время задержки ответа и, конечно, временная структура готовности к стимулирующему ответу, о чем уже было сказано выше (раздел 5.2.2.). Не исключено также, что при восприятии на уровне периферической части слуховой системы имеют значение полярность начальной фазы щелчка, его длительность и форма частотного спектра. В целом, оптимизация параметров ретранслированных сигналов представляет собой самостоятельную научную задачу и даже может в дальнейшем перейти в разработку алгоритмов акустического диалога с подопытным насекомым.

Достоверность получаемых результатов косвенно зависит от времени устойчивого полета бабочки на фоне эмиссии ультразвуков и способности насекомого без быстрой адаптации реагировать на стимулы. Длительность полета в ходе опыта, по-видимому, во многом определяется энергетическими резервами конкретного экземпляра. Совки *A. pyramidea*, *E. paleacea* и *B. satura* активно питаются в условиях лабораторного содержания и на второй и третий день после поимки работают не хуже, а зачастую лучше, чем в первый. К сожалению, не все виды совок питаются в неволе, что сильно ограничило видовой состав исследуемых насекомых.

В заключение описания метода ретрансляции особо следует отметить его низкую травматичность для подопытных насекомых: в качестве "награды" за успешно проведенный опыт бабочку обычно отпускали на волю. В последующие вечера некоторых из отпущенных таким образом экземпляров можно было повторно наблюдать около пищевого аттрактанта или уличных фонарей.

Таблица 1

Список видов совок, представители которых показали достоверные реакции на ретранслированные эхоподобные щелчки.

Вид	Подсемейство	Количество опытов	Пиковая амплитуда стимулов, дБ УЗД
	Catocalinae		
Ephesia fulminea Scop.		2	71
	Amphipyrinae		
Amphipyra pyramidea L.		11	33-71
Amphipyra perflua F.		6	36-71
Amphipyra tragopoginis L.		1	38
Trachea atriplicis L.		2	65*
Enargia paleacea Esp.		31	24-49
Hydraecia micacea Esp.		2	68
Hydraecia petasitis Dbl.		1	68
Amphipoea fucosa F.		3	65-70
Archanara sparganii Esp.		1	72
	Cuculliinae		
Blepharita satura Schiff.		32	22-71
Lithophane furcifera Hufn.		1	38
Meganephria oxyacanthae L.		5	49-68
	Hadeninae		
Mamestra brassicae L.		1	41
Hadula trifolii Hufn.		2	65, 70
Tholera cespitis F.		1	65
	Noctuinae		
Agrotis ipsilon Hufn.		3	50-70
Agrotis segetum Schiff.		3	25-30
Noctua fimbriata Sch.		2	67,71
Anaplectoides prasina Den.		1	60
Euxoa tritici L.		1	55
Xestia c-nigrum L.		2	60,71
Eurois occulta L.		1	47
	Heliothinae		
Pyrrhia umbra Hfn.		1	63

Комментарии по поводу особенностей экспериментальной работы с некоторыми видами совок

Catocalinae

E. fulminea: трудный объект с точки зрения исследования способности к эхолокации, так как после первого же предъявления эхоподобного стимула бабочки, как правило, переходили на режим пачечной активности (излучение серий щелчков). Такие пачки сопровождались (или являлись следствием) изменений в характере полёта. Эти спорадические вспышки активности, следовавшие с интервалом в 3÷20 с, могли провоцироваться акустической, зрительной или тактильной стимуляцией. Из 15 исследованных экземпляров для 11 была характерна именно такая форма активности. При обработке результатов, полученных на совках данного вида, необходим анализ контрольных гистограмм и осциллограмм двигательной активности. У двух бабочек с малой выраженностью пачечной активности удалось получить достоверные изменения средней частоты щелчков в ответ на ретрансляцию (пример на рис.59, *а*).

Amphipyrinae

A. pyramidea: способность совок этого вида воспринимать эхо и реагировать на него долгое время оставалась под вопросом. Так, на первых этапах изучения реакций бабочек на ретрансляцию из 15 экземпляров *A. pyramidea* достоверное увеличение средней частоты эмиссии щелчков на фоне стимуляции было получено только в четырёх случаях.

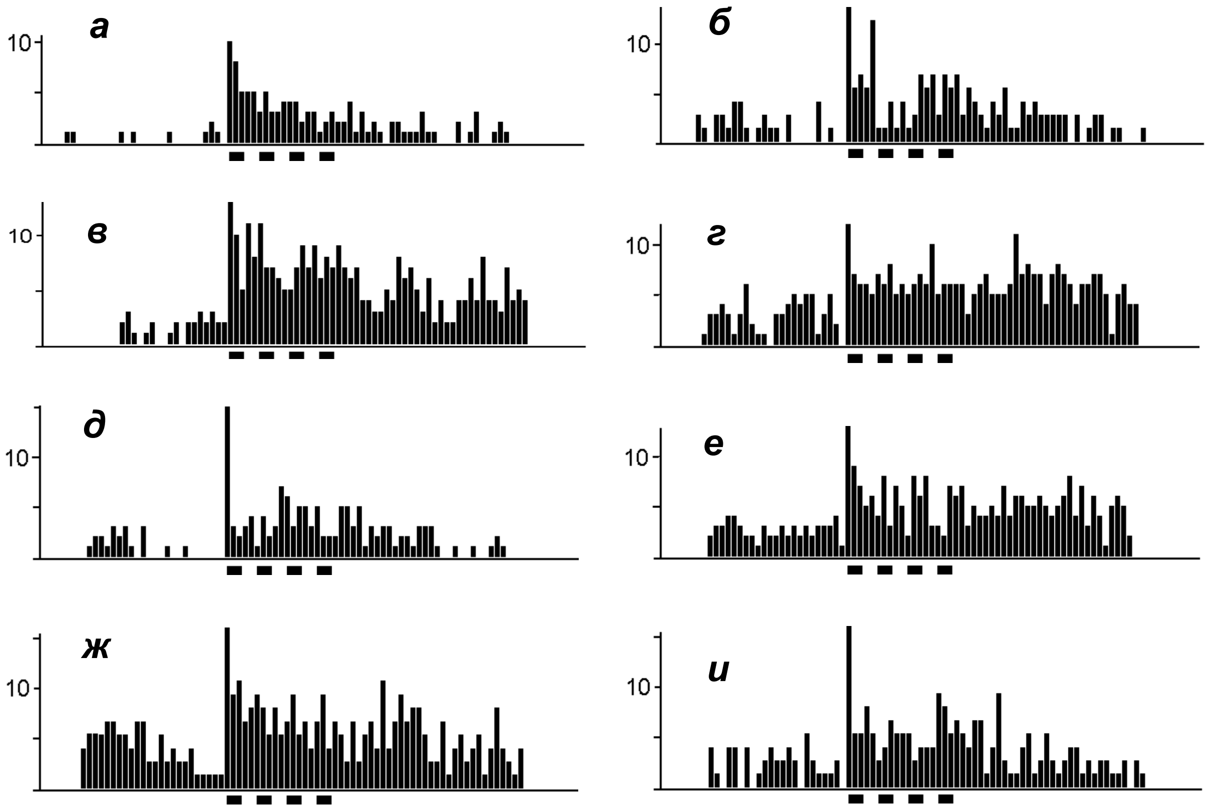


Рис.59. Гистограммы распределения акустических щелчков совок (в скобках указана пиковая амплитуда стимулов в дБ УЗД): *а* - *E. fulminea* (71 дБ); *б* - *H. micacea* (68 дБ); *в* - *A. fucosa* (65 дБ); *г* - *M. oxyacanthae* (68 дБ); *д* - *H. trifolii*: (70 дБ); *е* – *T. cespitis* (65 дБ); *ж* - *N. fimbriata* (71 дБ); *и* - *P. umbra* (63 дБ). По горизонтальным осям – время в секундах от первого акустического контакта. По вертикальным осям – количество импульсов в канале накопления шириной 80 мс. Каждая гистограмма построена по результатам 10 предъявлений стимулов. Контрольные гистограммы из тех же опытов не приведены.

В целом для вида различия оказались недостоверными (Лапшин, Воронцов, 2000а). Тогда же появилось предположение, что параметры стимулов в этих опытах не соответствовали естественным.

Последующие исследования показали, что совки *A. pyramidea* перестают реагировать на однотипные стимулы после трёх-четырёх последовательных предъявлений. Для повышения эффективности стимуляции следовало периодически менять амплитуду ретранслированных щелчков либо в сторону уменьшения, либо увеличения, и затем, уже при новом значении, несколько раз повторять стимуляцию. Такая особенность поведения совок требовала ручного управления экспериментальной установкой. В результате удалось измерить эхолокационные пороги последовательно у шести щёлкавших экземпляров. При времени задержки эхостимулов 0.5 мс индивидуальные пороги варьировали в пределах 33÷40 дБ УЗД. Среднее и наиболее вероятное значение эхолокационных порогов для совок данного вида составляет 36 дБ УЗД. По результатам этих опытов можно также сделать вывод, что совки *A. pyramidea* способны воспринимать эхо.

A. perflua: из 17 исследованных экземпляров увеличение средней частоты эмиссии акустических щелчков в ответ на стимуляцию наблюдалось у десяти бабочек, из них у шести это превышение было достоверным. В целом для всей группы исследованных совок данного вида эффект оказался также достоверным (Лапшин, Воронцов, 2000а).

T. atriplicis: работа с этими бабочками была осложнена нестабильностью их индивидуальной акустической активности. В августе 2001 г. до 20.08 из 20 исследованных экземпляров только два издавали щелчки (соотношение 10:1). Затем относительное количество щёлкавших бабочек резко увеличилось (2:1). В этот период нами были проведены пробные эксперименты с ретрансляцией совкам собственных сигналов. Из двух отмеченных в таблице экземпляров один был протестирован обычным способом, т.е. с предъявлением синтезированных стимулов, а одному ретранслировали его собственные щелчки (методика описана в разделе 5.2.3.).

E. paleacea: первый вид, у представителей которого удалось измерить эхолокационные пороги при разных задержках стимула относительно собственных щелчков бабочек (Лапшин, Воронцов, 2003а). При задержке 0.5 мс порог реакций в виде учащения ответной эмиссии составлял в среднем 31 дБ УЗД. По результатам этой серии опытов можно также сделать вывод о способности к эхолокации *E. paleacea* в целом для вида (Ho<0.05).

В Подмосковье численность пойманных совок *E. paleacea* меняется от сезона к сезону от нескольких экземпляров до нескольких сотен. За период наших исследований (1987-2003 гг.) массовый вылет этих бабочек наблюдался в 1993 и 2000 г. Такие колебания численности создают большие трудности при планировании экспериментов с участием совок данного вида.

H. micacea: в рамках наших исследований вид считался совершенно бесперспективным, поскольку на протяжении нескольких лет работы на базе лаборатории в Чашникове (44 км к северо-западу от Москвы) нам ни разу не удалось зарегистрировать у этих совок самопроизвольную акустическую эмиссию в виде устойчивой последовательности импульсов (было исследовано не менее 12 экз.). Только при стимуляции брюшка или антенн, совки *H. micacea* иногда издавали отдельные щелчки, которые по своим параметрам не отличались от обычных сигналов совок других видов.

При проведении исследований на базе биостанции ИБР РАН "Кропотово" (110 км к юго-востоку от Москвы) в ходе опыта, имевшего задачу, не связанную с ретрансляцией, совка *H. micacea* в закреплённом полёте стала издавать щелчки, после чего установка была программно переключена в режим ретрансляции. Затем, последовательно дважды на уже поставленном в опыт и другом экземпляре того же вида удалось получить достоверные ответы на эхоподобные стимулы (см. рис.59, *б*). Этот факт требует в будущем более осторожного подхода к решению вопроса об акустической пассивности исследуемых видов совок.

A. fucosa: после первых предъявлений ретранслированных сигналов бабочки начинали непрерывно щелкать. Для продолжения эксперимента приходилось увеличивать пороговый уровень запуска стимулов до 85-90 дБ УЗД, т.е. ответная стимуляция инициировалась только от наиболее громких щелчков. Все три исследованных экземпляра продемонстрировали достоверное увеличение средней частоты повторения регистрируемых сигналов (рис.59,*в*). Наиболее выраженные ответы отмечены при амплитуде стимулов 67 дБ УЗД, при увеличении уровня стимуляции до 72 дБ УЗД у одной бабочки наблюдались признаки подавления акустической эмиссии.

Cuculliinae

B. satura: обладают самой высокой слуховой чувствительностью из всех исследованных нами видов совок. Совки *B. satura*, как правило, начинали щёлкать сразу после запуска полёта и демонстрировали контрастные реакции на ретранслированные стимулы (см. рис.57, *в*). Из всех исследованных нами видов представители *B. satura* наиболее убедительно показали способность воспринимать сигналы, сходные с эхом от собственных щелчков. В Подмосковье лёт совок *B. satura* от года к году стабильный и массовый, начинается примерно с середины августа.

M. oxyacanthae: совки этого вида примерно в 50% случаев прекращали полёт ещё до окончания программы опыта. Из-за характерной для *M. oxyacanthae* задержки учащения щелчков по отношению к началу стимуляции (см. рис.59, *г*), принятый нами тест на достоверность, как правило, не выполнялся. При дальнейших исследованиях, по-видимому, потребуется подбор адекватной амплитуды стимулов и иная формулировка критерия реакции.

Hadeninae

M. brassicae: единственная исследованная "июньская" совка. Бабочка щёлкала активно с амплитудой сигналов 70÷75 дБ УЗД. Измеренный порог реакций в виде учащения эмиссии составил 41÷42 дБ УЗД. При амплитуде эхоподобных стимулов 44 дБ УЗД и выше вероятность реакций резко снижалась.

H. trifolii: на эхо реагировали две бабочки из трёх исследованных; способность воспринимать эхоподобные стимулы была успешно проверена дважды на одном экземпляре при амплитуде стимула 67 и 70 дБ УЗД (см. рис.59, *д*).

T. cespitis: реагировавшая на стимул бабочка (у другой исследованной совки этого вида реакции не наблюдалась) щёлкала непрерывно на каждый взмах. Уровень формирования стимула был увеличен до 77 дБ УЗД. Зарегистрировано достоверное возрастание числа громких щелчков в ответ на ретрансляцию стимулов с амплитудой 65 дБ УЗД (см. рис.59, *е*).

Noctuinae

A. ipsilon: три из пяти исследованных бабочек реагировали на эхоподобную стимуляцию, причем одну удалось протестировать четыре раза и в трёх случаях получить достоверное учащение акустической эмиссии (часть из полученных в этих опытах гистограмм приведена на рис.55). Эксперименты с остальными двумя экземплярами пришлось прекратить из-за выраженной "пачечной" активности подопытных бабочек. В целом, вид перспективен с точки зрения постановки на нём измерительных экспериментов, к тому же существует технология разведения совок этого вида в культуре (Монастырский, Горбатовский, 1991).

N. fimbriata: из трёх исследованных экземпляров два показали достоверное учащение (см. рис.59, *ж*).

X. c-nigrum: достоверное учащение щелчков наблюдалось у двух экземпляров из 8 исследованных. Амплитуда стимуляции в одном случае была равна 71 дБ УЗД, во втором – 60 дБ УЗД (см. рис.54, *а*).

Heliothinae

P. umbra: из двух исследованных экземпляров у одного была сильная "пачечная" активность, не позволившая провести опыт, а вторая бабочка продемонстрировала типичный ответ на ретрансляцию (см. рис.59, *и*).

Особенности ответов бабочек разных видов на эхоподобную стимуляцию логично было бы связать с характеристиками биотопов, к которым приурочена ночная активность имаго - пример совок *H. micacea* указывает на перспективность такого подхода. Но в то же время, поведение подопытных насекомых могло в существенной степени определяться динамикой их адаптации к стрессовой обстановке эксперимента.

5.2.7. Реакции бабочек на эхо от реальной преграды

В этих опытах источником эха для бабочки, находившейся в закрепленном полёте, служила подвижная металлическая пластина размером 2х6 см^2 (см. рис.60), расположенная на расстоянии 8 см сбоку от насекомого. В периоды готовности к стимуляции пластина разворачивалась вокруг своей вертикальной оси так, чтобы направлять отраженные сигналы в сторону бабочки (эффект зеркала). Через 1.2 с пластина возвращалась в исходное положение. Опыты проводили в лабораторных условиях в вечернее и ночное время при выключенном освещении.

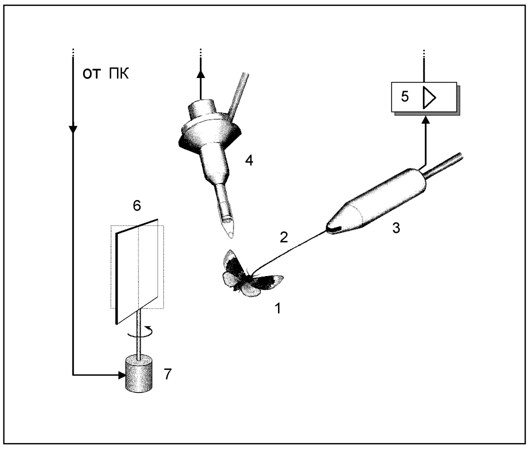


Рис.60. Вариант установки для исследования реакций бабочек на реальное эхо от собственных щелчков: источноком эха служила подвижная металлическая пластина (*6*), расположенная сбоку от насекомого (*1*). В моменты стимуляции сельсин (*7*) разворачивал пластину вокруг вертикальной оси так, чтобы направлять отраженные сигналы в сторону бабочки (эффект зеркала). Другие элементы установки (*2-5*) соответствуют рис.51.

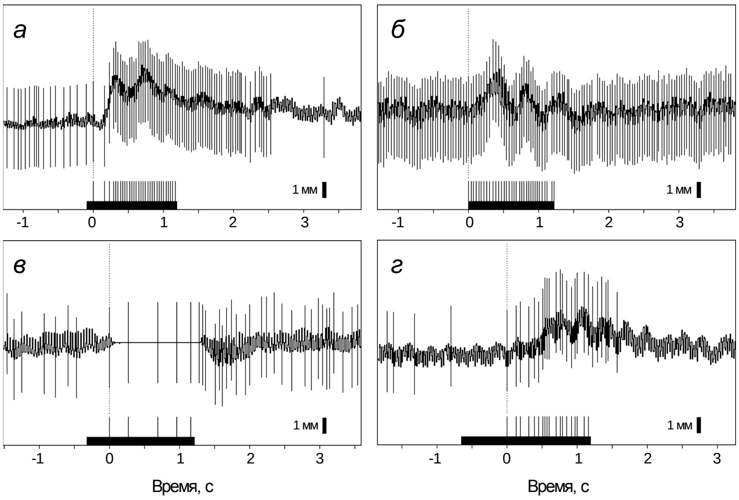


Рис.61. Реакции совок *A. pyramidea* на эхо от физической преграды (плоская металлическая пластина): ***а*** – положительный эхотаксис и учащение акустической эмиссии, ***б*** - увеличение амплитуды рыскания, ***в*** - подавление полёта. Реакция на ретранслированные эхоподобные стимулы: *г* - положительный эхотаксис, учащение эмиссии щелчков. Обозначения элементов иллюстрации аналогично рис.53. По горизонтали – время от первого эхолокационного контакта со стимулирующей аппаратурой, по вертикали - отклонение бабочки в горизонтальной плоскости, смещение линии на иллюстрации вверх соответствует отклонению насекомого в сторону преграды (или излучающего динамика).

У совок вероятность регистрации двигательных ответов на реальное эхо оказалась выше примерно в два раза по сравнению с ретрансляцией при сходной картине модуляции акустической активности. Примеры осциллограмм ответов бабочек приведены на рис.61, *а, б*. При повторных предъявленьях стимулов наблюдалась сильная изменчивость в характере реакций, например, резкое уменьшение амплитуды взмахов на протяжении всего времени акустического контакта с преградой (см. рис.61, *в*). Полной остановки полета в данном случае не было, о чем свидетельствует продолжавшаяся эмиссия щелчков.

Согласно нашим наблюдениям, в естественных условиях совки при испуге стремятся затаиться в траве или зарослях, поэтому движение подопытных бабочек в сторону источника эха либо резкое снижение ими летной активности на фоне эхолокационной стимуляции можно интерпретировать как желание бабочки совершить посадку на обнаруженный предмет.

Механическая преграда в качестве источника эха была использована только в качестве дополнения к методике ретрансляции, так как нельзя было исключить возможность восприятия бабочкой сопутствующих стимулу потоков возмущённого воздуха и механических шумов, возникавших в моменты разворота отражающей пластины.

5.3. Способность совок ориентироваться в темноте

Для определения способности совок ориентироваться в темноте при помощи эхолокации нами была использована установка карусельного типа, в которой подопытная бабочка летала в плоскости расположения механических преград, имевших разные коэффициенты отражения в ультразвуковом диапазоне (см. рис.62). В ходе опытов регистрировали моменты касания бабочек о преграды различных типов. Предполагалось, что лоцирующие насекомые будут чаще сталкиваться с теми преградами, которые хуже отражают ультразвуки. Всего было проведено две серии экспериментов.

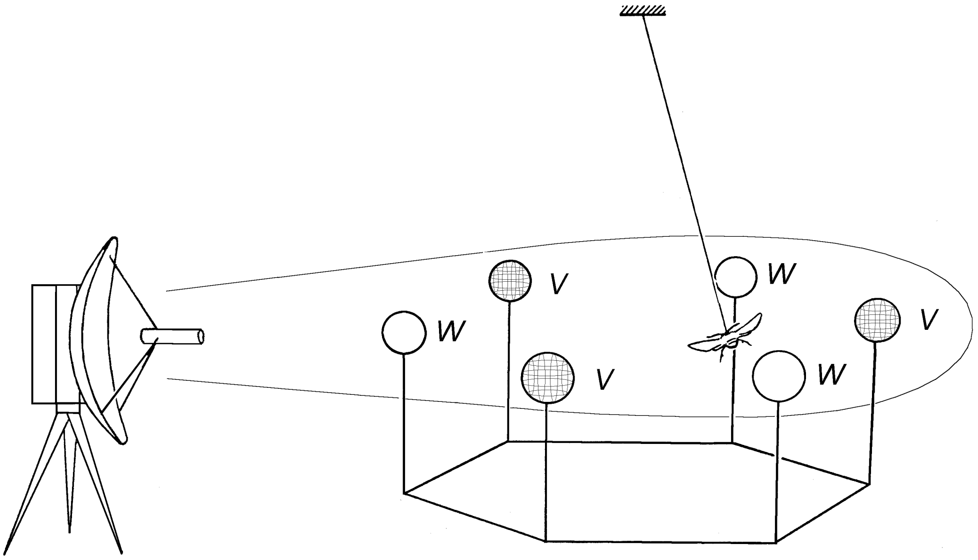


Рис.62. Схема установки для изучения способности бабочки ориентироваться с помощью эхолокации. Слева сбоку изображен микрофон с параболическим рефлектором, диаграмма направленности этой системы изображена тонкой линией в виде лепестка, внутри которого находится карусельная установка с бабочкой. Относительные геометрические пропорции установки в рисунке не соблюдены.

Перед опытом бабочку приклеивали воском к тонкой и гибкой многожильной проволоке длиной около 40 см (частично ограниченный полёт). В плоскости движения насекомого по кругу диаметром 32 см были расположены шесть препятствий (отражателей) двух типов: хорошо (*W*) и плохо (*V*) отражавшие ультразвуки в сторону насекомого (акустически светлые и акустически тёмные преграды). Длину крепежной проволоки подбирали таким образом, чтобы совка могла садиться на любой из отражателей, но не могла летать ниже их уровня.

В первой экспериментальной серии использовали уголковые отражатели (W_1 и V_1, индексы при буквах обозначают типы использованных отражателей). Каждый отражатель представлял собой конструкцию, собранную из трех круглых пластин, диаметром 3 см (см. рис.63). В отражателе типа W_1 все три пластины находились во взаимно перпендикулярных плоскостях, в типе V_1 пластины были расположены под взаимными углами 80°. Акустические свойства таких систем в ультразвуковом диапазоне отличались тем, что тип W_1 отражал акустические волны преимущественно в сторону источника звука, т.е. щелкавшей совки (интегральный коэффициент отражения k_{W1}= 0.5 на частоте 45 кГц - акустически "светлая" преграда), а тип V_1 - в сторону от него, за исключением направлений, перпендикулярных пластинам, образующих его конструкцию (k_{V1} = 0.25 - акустически "темная" преграда). Для низкочастотных волн (30-40 Гц), образующихся вследствие маховых движений крыльев летящего насекомого, отражатели обоих типов в своих акустических характеристиках отличались несущественно, так как их размеры были значительно меньше длины волны. Оптическими аналогами ортогональных уголковых отражателей типа W_1 являются велосипедные цветные пластмассовые катофоты, ярко вспыхивающие в свете автомобильных фар.

Шаровидные преграды также различались по своим акустическим свойствам. В качестве препятствий, сравнительно хорошо отражавших ультразвуки (тип W_2), использовали пластмассовые шары диаметром 4 см,

обтянутые металлической сеткой (акустически "светлые" преграды). Коэффициент отражения таких шаров (k_{W2}=0.36 на расстоянии 3 см от его поверхности и k_{W2}=0.22 на расстоянии 6 см) мало зависел от угла падения прямой звуковой волны, благодаря чему бабочка могла чувствовать такие шары с помощью эхолокации независимо от угла подлета. Шаровидные препятствия типа V_2 представляли собой сетчатые сферы того же диаметра. Они практически не отражали акустические волны (k_{V2}=0.05 - акустически "тёмные" преграды). Каждый отражатель в установке был соединен с отдельным предварительным усилителем. Через крепежную проволоку к подопытному насекомому подавали небольшой электрический потенциал. При соприкосновении любой части тела бабочки с токопроводящими частями отражателей (пластинами или сетками) на входах соответствующих усилителей возникали импульсы напряжения. Эти сигналы после усиления и преобразования формы регистрировали на магнитофонной ленте.

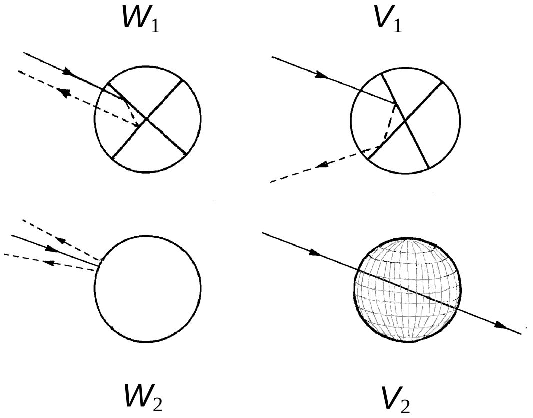


Рис.63. Типы модельных преград. Верхний ряд - уголковые отражатели: ортогональный (W_1) и неортогональный (V_1). Нижний ряд - сферический отражатель (W_2) и сетчатая преграда (V_2). Сплошными линиями со стрелками обозначен ход падающей акустической волны, стрелками с пунктирными линиями - отраженной волны. Сетчатая преграда практически не препятствовала распространению звука, поэтому путь отраженной волны не показан

5.3.1. Ориентация совок среди уголковых отражателей (первая серия экспериментов)

Общее число контактов летавших бабочек с отражателями от опыта к опыту варьировало в широких пределах и, прежде всего, зависело от длительности непрерывного полета насекомого. Поскольку смысл наших опытов заключался в сравнении реакций бабочек на преграды, имевших разные коэффициенты акустического отражения, то в последующей обработке был использован производный нормирующий параметр $K=\ln(n_v / n_w)$, где n_v - число касаний о преграды с низким коэффициентом отражения, а n_w - число контактов с препятствиями, хорошо отражавшими ультразвук.

Гистограмма распределения результатов тестирования бабочек приведена на рис.64. В эту гистограмму включены данные, для которых выполнялось условие: $n_v+n_w>20$.

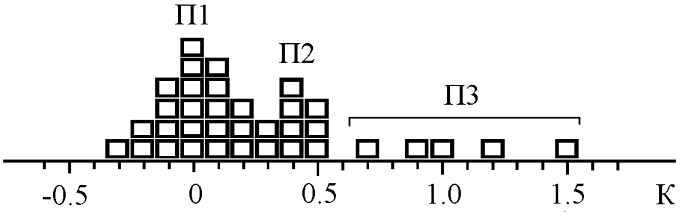


Рис.64. Гистограмма распределения результатов опытов по изучению эхолокационных возможностей совок (первая серия экспериментов).

В области K=0 расположены результаты тех опытов, в которых число касаний с уголковыми отражателями обоих типов было приблизительно равным, т.е. $n_v=n_w$. Результаты экспериментов, в которых бабочки касались преимущественно отражателей V_1, располагаются по горизонтальной оси справа от "0", тогда как отрицательные значения K соответствуют тем опытам, в которых преобладали контакты с преградами типа W_1, сравнительно хорошо отражавшими ультразвук. На гистограмме можно выделить три группы, обозначенные на рис.64 как П1, П2 и П3. Для последней характерны большие значения параметра K ($K>0.7$; $n_v / n_w>2$).

Группа П2 объединяет результаты тех опытов, в которых также преобладали контакты бабочек с отражателями типа V_1, но в меньшей мере по сравнению с группой П3. На первый взгляд, можно было бы предположить, что совки из группы П2 имели более низкую чувствительность эхолокационной системы, однако возможны и другие причины.

Анализ протоколов опытов показал, что средняя частота касаний бабочек с разными типами преград сильно варьировала в ходе эксперимента. Наиболее вероятной причиной этого явления могло быть непостоянство эмиссии акустических щелчков подопытными бабочками. Очевидно, что совки, использующие эхолокацию, способны чувствовать препятствия только в период излучения ультразвуковых сигналов, а во время полета без щелчков частота столкновений с различными отражателями будет носить чисто случайный характер.

В группу П1 вошли результаты опытов, в которых бабочки касались отражателей двух типов примерно в равной степени. Хотя во всех этих экспериментах значения К близки к нулю, суммарное количество касаний о преграды существенно отличалось у разных особей. Большая часть подопытных бабочек за первые 300 с полета касалась препятствий 50÷70 раз, тогда как некоторые экземпляры за тот же период времени натыкались на преграды всего 10÷30 раз. Представляется вероятным, что совки, часто касавшиеся преград, не использовали эхолокацию в течение опыта. Напротив, у бабочек, имевших низкую частоту касаний, можно предположить такую высокую чувствительность эхолокационной системы, что они оказались способными избегать столкновений с отражателями обоих типов. Однако более чёткие представления о поведении бабочек среди модельных преград можно было получить, только имея информацию об акустической активности насекомого на протяжении всего опыта. Такая возможность была реализована во второй серии аналогичных экспериментов.

5.3.2. Влияние эмиссии ультразвуков на способность ориентироваться в пространстве (вторая экспериментальная серия)

Во второй серии экспериментов уголковые отражатели были заменены шарообразными преградами двух типов (W_2 и V_2), также различавшимися по акустическим свойствам во всем диапазоне длин волн (см. рис.63). В этих опытах помимо учёта числа касаний бабочки с препятствиями регистрировали также звуки, издаваемые насекомыми в полёте. Для этого на расстоянии 1.5 м от центра установки был помещён акустический приемник - микрофон, совмещённый с параболическим зеркалом размером 34x19 см^2 (это устройство использовалось также при регистрации щелчков совок в естественных условиях, раздел 3.1.5.). Диаграмма направленности акустического приёмника в сечении имела вид эллипса с соотношением осей 2:1, в своей более широкой части она полностью покрывала арену с модельными преградами и летавшей среди них бабочкой (см. рис.62). Зарегистрированные приёмником сигналы после усиления и преобразования в прямоугольную форму записывали на магнитофон параллельно с информацией о касаниях бабочками препятствий. Другие элементы установки и её размеры по сравнению с использованной в первой экспериментальной серией остались без изменений.

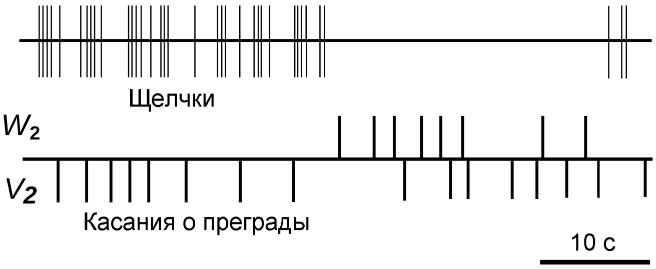


Рис.65. Фрагмент протокола опыта с совкой *A. perflua* по исследованию поведения бабочки в полете с синхронной регистрацией её ультразвуковых щелчков (верхняя строка). На нижней строке вертикальными линиями отмечены моменты касаний об отражатели W_2 или V_2. Во время активной эмиссии щелчков бабочка реже касалась преград, хорошо отражавших ультразвук (W_2).

Использование акустического приёмника позволило проследить динамику эмиссии совками ультразвуков в течение сравнительно больших интервалов времени и сопоставить эту информацию с частотой столкновений подопытных насекомых с модельными преградами. В том случае, когда испытуемая совка в полёте не щелкала, можно было также оценить её способность чувствовать приближающееся препятствие по искажениям вихревых потоков воздуха, возникающих на каждый взмах крыльями, поскольку сетчатые сферы, в отличие от пластмассовых шаров, использованных в данных экспериментах, создавали незначительное аэродинамическое сопротивление.

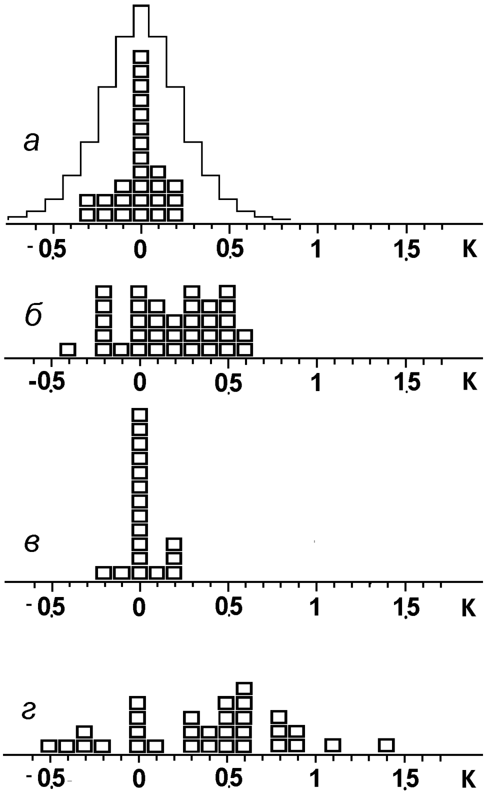


Рис.66. Гистограммы распределения результатов экспериментов по изучению эхолокационных возможностей совок с учетом эмиссии ими ультразвуков (вторая серия): ***а*** - данные опытов, которых бабочки не издавали ультразвуки; ***б*** - данные опытов, в которых были зарегистрированы щелчки испытуемых совок; ***в*** - гистограмма результатов экспериментов из группы *б*, но по отрезкам времени, когда звукопродукция не наблюдалась; *г* - то же по участкам с активной эмиссией щелчков. Тонкой линией на гистограмме (***а***) показана огибающая теоретического распределения.

Одновременная регистрация щелчков совок и их контактов с шаровидными преградами показала, что в период эмиссии звуков бабочки некоторых видов значительно реже касаются препятствий, хорошо отражающих ультразвук (см. рис.65). После прекращения звукоизлучения число касаний с преградами обоих типов становилось примерно равным. Такую зависимость продемонстрировали совки *Plusia festucae* L., *A. perflua*, *Aplecta nebulosa* Hufn., *E. occulta*.

С учетом отсутствия или наличия эмиссии ультразвуковых щелчков во время опыта результаты всех экспериментов были разделены на две группы и для каждой из них построены гистограммы распределения параметра K (см. рис.66). Гистограмма на рис.66, *а* объединяет данные 26 опытов с теми бабочками, которые в ходе эксперимента не щелкали. В эту группу вошли результаты опытов с совками *Mythimna turca* L., *Diarsia rubi* View., *H. micacea, Melanachra persicariae* L., *Tholera popularis* F., а также данные, полученные на отдельных экземплярах тех видов, которые в экспериментальных условиях обычно щелкали: *A. perflua, Autographa pulchrina* Haworth., *E. paleacea, E. occulta, Ipimorpha subtusa* Schiff.. Максимум распределения расположен в точке K=0, т.е. предпочтений в касании тех или иных типов преград не было.

Группа "***б***" на рис. 66 объединяет результаты тех 35 опытов, в которых была зафиксирована активная эмиссия ультразвуковых сигналов. Распределение в этой группе заметно отличается от описанного выше: для него характерно общее смещение в сторону положительных значений K, т.е. бабочки в этих опытах реже касались пластмассовых сфер (W_2), хорошо отражавших ультразвук.

Так как эмиссия у подопытных насекомых наблюдалась не на протяжении всего опыта, а в течение определенных интервалов, появилась возможность выявить различия в поведении бабочек в периоды наличия или отсутствия звукоизлучения на отдельных фрагментах регистрации динамики касаний. По отношению числа касаний о разные типы преград вычисляли параметр K, округленный до 0.1, и результат заносили в гистограмму группы "***в***", если щелчков на рассматриваемом временном интервале не было, либо в группу "*г*" в том случае, если на фоне касаний была зарегистрирована активная эмиссия ультразвуков. Фрагменты записей с редкой эмиссией в виде единичных щелчков или их серий, в дальнейшей обработке не использовали.

Распределение группы "*в*" ничем принципиально не отличается от распределения "*а*" (см. рис.66), т.е. при отсутствии эмиссии подопытные насекомые переставали чувствовать разницу между двумя типами отражателей.

Распределение "*г*" имеет более сложную структуру и состоит из нескольких групп. Прежде всего, следует обратить внимание на результаты с K≥0.5. Бабочки в этих опытах хорошо чувствовали разницу между различными типами преград. Пять результатов с K=0 и K=0.1 дали совки, эмиссия щелчков у которых никак не отразилась на их поведении. Интерес представляет группа с K≤-0.3: бабочки в этих экспериментах активно стремились к преградам, хорошо отражающим ультразвук. Некоторые экземпляры из этой группы в ходе одного опыта меняли стратегию поведения: в одних случаях они избегали контактов с шаровыми отражателями (обычно в начале эксперимента), а в других стремились к ним. Это явление более характерно для представителей металловидок: в восьми опытах смена характера поведения в течение одного эксперимента наблюдалась у совок *D. chrysitis* и *P. festucae*. Можно предположить, что в ходе опытов у этих насекомых менялась мотивация, т.е. вследствие усталости они стремились совершить посадку на обнаруженный предмет.

В сумме по обеим сериям экспериментов значение параметра K≥0,4 было получено у представителей следующих видов: *A. nebulosa* (Hadeninae), *A. perflua* (Amphipyrinae), *A. pulchrina* (Plusiinae), *C. nupta* (Catocalinae), *B. satura* (Cuculliinae), *D. chrysitis* (Plusiinae), *E. occulta* (Noctuinae), *I. subtusa* (Amphipyrinae), *M. turca* (Hadeninae), *P. festucae* (Plusiinae).

Статистический анализ результатов. Среднее число касаний о преграды в ходе одного опыта ($n=n_v+n_w$) составляло 58, распределение этой величины по всем экспериментам близко к Максвелловскому. С учётом этого обстоятельства следовало убедиться, что закон распределения параметра К на гистограмме рис.66, *а* близок к нормальному. Для проверки гипотезы о нормальности распределения нами была использована математическая модель, в которой число испытаний в каждом опыте от раза к разу случайным образом менялось в пределах n=40÷160. На рис.66, *а* тонкой линией представлена граница рассчитанного теоретического распределения, построенного по результатам 2000 численных опытов, каждый из которых представлял собой повторенный n раз выбор между двумя равновероятными (p=0.5) альтернативами ("0" и "1"). По результатам каждого опыта рассчитывали величину $K=ln\,(n_0/n_1)$. Как оказалось, теоретическое распределение значений K подчиняется нормальному закону с вероятностью ошибки $Ho<10^{-4}$ (по критерию Шапиро-Уилка). Экспериментальное распределение результатов не щёлкавших бабочек (см. рис.66, *а*) по тому же критерию соответствует нормальному с вероятностью ошибки $Ho \leq 1.37 \cdot 10^{-2}$. Таким образом, данные, образующие гистограмму "*а*", является частью нормального распределения и при сравнении гистограмм "*а*" и "*б*" можно использовать критерии параметрической статистики. Распределение величины n_v/n_w (отношение числа касаний о преграды различных типов) является логарифмически нормальным, оно имеет правостороннюю (относительно "0") асимметрию и максимум при $n_v/n_w=1$.

Сопоставление распределений "*а*" и "*б*" по t-критерию показало, что различие между ними достоверно ($Ho<0.01$). Так как модельное распределение оказалось шире экспериментального и сильнее захватывает ту область, где расположены данные по щёлкавшим бабочкам, мы дополнительно исследовали достоверность различий между модельным распределением и группой "*б*". В этом случае вероятность нулевой гипотезы оказалась ещё меньше: $Ho<10^{-3}$. Кроме того, группа "*б*" не проходит тест на соответствие нормальному закону распределения ($Ho \geq 0.11$). С учётом статистических оценок можно сделать вывод, что данные, полученные на акустически активных бабочках, достоверно отличаются от результатов тех опытов, в которых подопытные насекомые не щёлкали.

Аэродинамические характеристики "тёмных" и "светлых" уголковых отражателей различались незначительно, тогда как сопротивление потоку воздуха со стороны пластмассовых "светлых" шаров было существенно больше, чем у альтернативных "тёмных" сетчатых сфер. Не щёлкавшие в

ходе экспериментов бабочки равновероятно касались преград, независимо от того, были ли это уголковые отражатели или сферы. Можно сделать вывод, что в экспериментальных условиях совки не чувствовали или не учитывали информацию об искажениях аэродинамических потоков, вносимых близко расположенными преградами, в противном случае вероятность касания "светлых" и "тёмных" сфер была бы различной.

Таким образом, результаты тестирования бабочек на карусельной установке свидетельствуют о способности совок использовать ультразвуковые сигналы для эхолокационной ориентации в пространстве.

При анализе полученных данных следовало учитывать некоторую специфику, которая могла повлиять на поведение совок. Прежде всего, надо указать на необходимость соблюдения полной темноты в ходе опыта, т.е. таких условий освещённости, с которыми бабочки никогда не сталкиваются в природе. Эта вынужденная мера имела целью исключить влияние зрительной информации на поведение насекомых. Отсутствие привычного освещения полностью подавляло летную активность приблизительно у трети от общего количества тестированных особей (такой же эффект, но только у всех совок без исключения, вызывало заклеивание глаз) и, видимо, было основной причиной нестабильности звукоизлучения у подопытных насекомых.

Во-вторых, в ходе эксперимента методически трудно было отделить неудачные попытки бабочек уклониться от столкновения с преградами от попыток совершить на них посадку. Вполне возможно, что неоднозначность поведения совок в некоторых наших опытах привела к снижению результирующих значений K.

5.4. Исследование траекторий полета бабочек около модельных преград

Эксперименты, проведенные с совками на карусельных установках, показали, что бабочки в темноте могут избегать столкновений со встречными преградами, но только на фоне эмиссии ультразвуковых щелчков. Если совки могут определять при помощи эхолокации положение предметов в пространстве, то следует ожидать, что их реакции после эмиссии зондирующих импульсов будут зависеть от относительных координат источника эха и, вполне вероятно, от скорости сближения с ним. Для проверки этой гипотезы была проведена серия экспериментов с фотографической регистрацией траекторий полёта совок *A. perflua* среди шаров и сетчатых сфер в карусельной установке, сходной с той, которая была использована ранее (см. рис.62).

Перед опытом бабочку приклеивали воском за передний край среднеспинки к тонкой и гибкой многожильной проволоке длиной 90 см. На расстоянии 4 см от тела совки, вне пределов досягаемости концов ее крыльев, на крепежной проволоке был установлен миниатюрный зеленый светодиод, который использовался в качестве "маяка", отмечавшего положение летавшего насекомого в пространстве. Для того чтобы излучение от светодиода не попадало на бабочку, он был покрыт черной краской со всех сторон, за исключением небольшого окна, ориентированного вверх от насекомого.

Для регистрации смещения светодиода и, соответственно, бабочки, над центром арены на штанге была установлена фотокамера с широкоугольным объективом, направленным вниз, т.е. в сторону бабочки. На фотоснимках получались системы светлых линий, характеризующие траектории движения подопытного насекомого (см. рис.67).

Регистрация ультразвуковых импульсов, издаваемых совками, осуществляли акустическим приемником с параболическим рефлектором, расположенным на расстоянии 1.5 м от центра установки. Соответствующие щелчкам насекомых электрические импульсы с выхода электронной схемы акустического приемника после усиления, частотной фильтрации и преобразования формы поступали на запуск генератора импульса подсвета, управлявшего яркостью свечения светодиода. Параметры управляющего импульса тока были подобраны таким образом, чтобы после регистрации ультразвукового щелчка светодиод вспыхивал ярче в 3 раза относительно среднего значения на время 10 мс. После окончания действия управляющего сигнала интенсивность излучения светодиода уменьшалась в течение примерно того же времени. На фотоснимках траекторий в точках, соответствующих моментам регистрации акустических сигналов, образовывались светлые отметки определенной длины. Зная масштаб фотографии, по длине такой яркой черты можно было определить линейную скорость V, а по расположению последующего затемненного участка - направление полёта насекомого вдоль траектории.

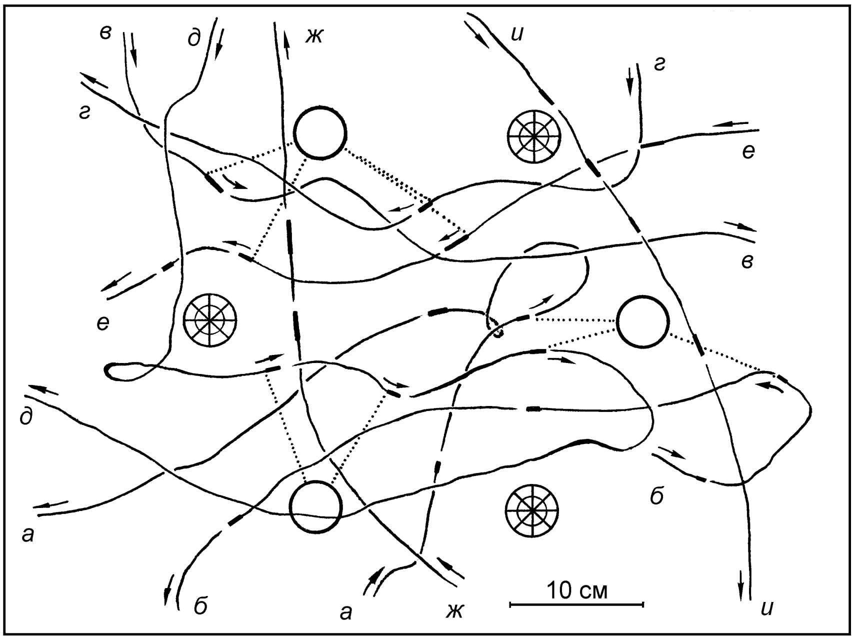


Рис.67. Примеры участков траекторий полёта совок среди модельных препятствий (реконструкция треков по нескольким фоторегистрациям): ***а, б*** - отрицательный эхотаксис; ***в, г*** - положительный эхотаксис; ***д, е*** - облёты препятствий по дуге; ***ж, и*** - отсутствие манёвров после эмиссии ультразвуковых щелчков. Точками обозначен путь акустической зондирующей волны до ближайшей к совке шаровой преграды. Стрелками указано направление полёта бабочек. Шаровые преграды изображены в виде окружностей без штриховки, сетчатые – с радиально - круговой штриховкой.

Анализ полученных фотоснимков траекторий базировался на предположении, что совки ориентируются в пространстве с помощью эхолокации и их манёвры, следующие после щелчка, являются реакциями на воспринятую эхолокационную информацию. Сам анализ проходил в два этапа:

1) классификация типа манёвра бабочки после излучения акустического импульса. Случаи резкого изменения курса полета отнесены в группы отрицательных или положительных реакций в зависимости от тенденции в изменении угла между продольной осью насекомого и направлением на преграду (угол визирования: отрицательный эхотаксис - увеличение φ, положительный эхотаксис - уменьшение φ (см. рис.68)). Движение бабочки в прежнем направлении квалифицировалось как отсутствие у неё в данный момент реакции на эхо;

2) определение численных значений дальности D, угла визирования φ ближайшей к насекомому шаровой преграды и тангенциальной скорости полета V (см. рис.68) сразу после акустической эмиссии (параметры одной реализации). Все измерения были проведены относительно препятствий, находившихся на момент излучения щелчка в передней полусфере (φ<90°) бабочки и в диапазоне дальностей D=2.5-16 см.

Реакции подопытных насекомых могли быть также выражены в плавном огибании встречных преград по дуге, при этом дальность D и угол визирования незначительно изменялись во время маневра. В этих случаях дополнительно вычисляли радиус R дуги облета и её центральный угол α.

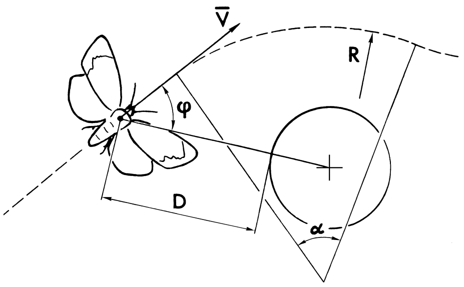


Рис.68. Учётные параметры траектории полёта бабочки в точке эмиссии ультразвукового щелчка. D - дальность до поверхности преграды, φ - угол визирования, V - скорость бабочки, R – радиус и α - центральный угол дуги облёта.

5.4.1. Типы манёвров совок

Отрицательный эхотаксис. Примеры участков траекторий приведены на рис.67 (направление полета указано стрелками): "*а*" - в момент эмиссии первого щелчка ближайшие препятствия находились в задней полусфере (т.е. за бабочкой), а остальные - на расстояниях более 16 см. После излучения второго акустического импульса совка начала резкий отворот в сторону от ближайшей шаровой преграды (путь акустической волны указан точками). На момент излучения третьего щелчка бабочка находилась на примерно равном расстоянии до ближайших

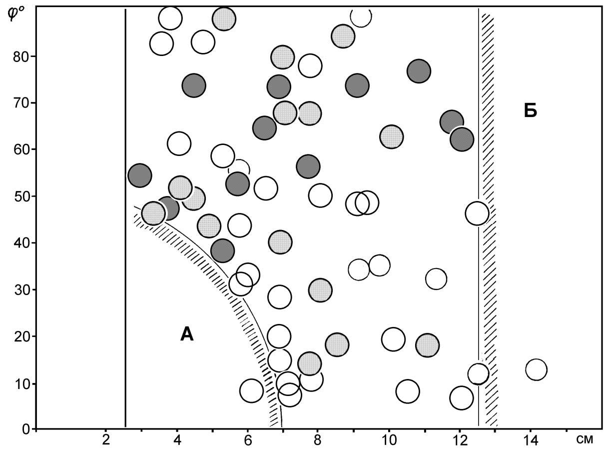


Рис.69. Диаграмма распределения реализаций, соответствующих реакциям подопытных насекомых на эхо. По горизонтальной оси – расстояние от бабочки до поверхности ближайшей шаровой преграды, по вертикальной оси – угол визирования преграды. Светлые кружки – положительный эхотаксис, заштрихованные кружки - отрицательный эхотаксис, чёрные кружки - облёты препятствий по дуге. А и Б - зоны, в которых плотность реализаций снижена по сравнению с соседними участками.

преград, дальность до которых была больше 16 см. Фрагмент траектории "*б*" в первых трех точках эмиссии аналогичен описанному. В конце этого трека совка, по-видимому, ударилась крылом о шаровую преграду.

На диаграмме рис.69, где представлено распределение реализаций в координатах D и φ случаи отрицательного эхотаксиса обозначены заштрихованными кружками.

Положительный эхотаксис. Примеры траекторий на рис.67 "*в*" и "*г*". На рис.69 реализации этого типа обозначены светлыми кружками. За поворотом не всегда следовал контакт насекомого с преградой: пролетев небольшое расстояние, бабочка сворачивала в сторону.

Движение по дуге с огибанием преграды. Примеры соответствующих участков траекторий на рис.67 "*д*" и "*е*". После эмиссии акустических импульсов бабочки начинали двигаться по дугам, центры которых необязательно совпадали с центрами преград. Этот тип движения наблюдался только при углах визирования $\varphi>35°$. На малых углах такой маневр, по-видимому, невозможен из-за геометрических ограничений. На рис.69 реализации этого типа обозначены черными кружками. Средние параметры траекторий облета: $\varphi=62\pm2.6°$, $R=9.4\pm0.58$ см, $V=1.2\pm0.08$ м/с (указаны ошибки средних). Значение R коррелирует с линейной скоростью полета V (коэффициент корреляции 0.61). Совки, обогнув в полете препятствия по дугам, разворачивались на курс, близкий к исходному. Иногда этому повороту предшествовал ещё один щелчок.

Отсутствие реакции на эхо. Примеры траекторий на рис.67 "*ж*" и "*и*". Бабочки после эмиссии щелчков продолжали двигаться в прежнем направлении, не совершая маневров, т.е. они внешне никак не реагировали на эхо. Соответствующие этим случаям реализации сгруппированы на диаграмме рис.70.

В целом, в данных экспериментах не удалось выделить какие-либо предпочтительные типы маневров, связанные с эмиссией подопытными насекомыми зондирующих импульсов. Отрицательный эхотаксис и маневры облета препятствий по дуге можно связать со стремлением подопытных насекомых избежать столкновений; часть случаев положительного эхотаксиса, скорее всего, соответствует определенному этапу маневров бабочек перед посадкой. Можно предположить, что тот или иной тип поведенческой реакции у совки определялся её мотивационным фоном. В естественной обстановке бабочки в моменты опасности стремятся спрятаться в густой растительности - так можно объяснить большой процент положительных реакций на эхо (примерно 50% всех реализаций на рис.69). Однако не все эти маневры заканчивалась контактами с обнаруженными препятствиями. Результаты

тестирования совок *A. perflua* в сходных экспериментальных условиях показали, что им более свойственно стремление избегать столкновений, т.е. на конечных этапах маневров, они, по-видимому, отворачивали в сторону от источника эха.

5.4.2. Латентный период запуска моторной программы поворота

Длительность яркостных отметок на фотоснимках траекторий полёта составляла 10 мс, поэтому в каждой точке эмиссии мы имели готовую линейку для измерения времени задержки начала двигательной реакции насекомого.

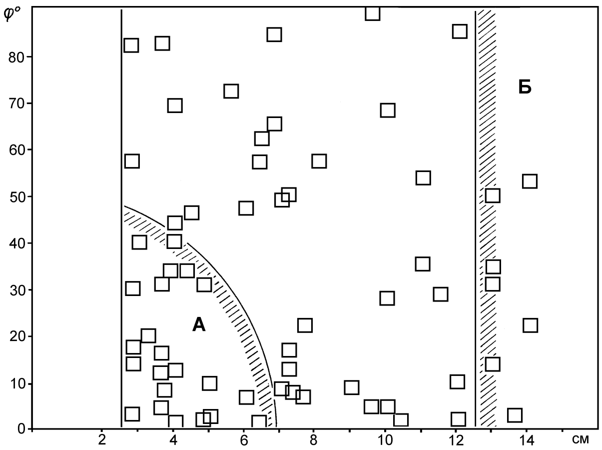


Рис.70. Диаграмма распределения реализаций, характеризующихся отсутствием манёвров у совок вскоре после эмиссии щелчков.

На самом деле, с учётом времени распространения звука от бабочки до регистрирующего микрофона (5 мс), реальный момент эмиссии предшествовал началу яркостной черты в пространственном соотношении примерно на половину длины последней. Сформулировать наглядные числовые критерии выбора точки на траектории, с которой начинался отворот насекомого в сторону, оказалось весьма сложно. Однако "на глаз" такие моменты определялись вполне уверенно по началу характерных изломов на треках, которые до щелчка выглядели вполне "гладкими". На рис.71, *а* в качестве примера приведён фрагмент участка траектории со щелчками. Стрелкой показан отрезок пути, который бабочка пролетела до начала отворота. Латентный период запуска манёвра в этом случае равен 35 мс. Точность оценки длины пути, который пролетали бабочки, была принята равной половине яркостной отметки, что в численном выражении составляет 5 мс. При анализе траекторий предполагалось, что тангенциальная скорость летящего насекомого не подвержена существенным изменениям, за исключением нескольких характерных эпизодов, когда резкое торможение после эмиссии щелчка

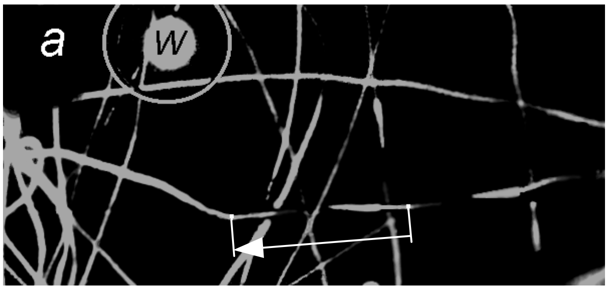
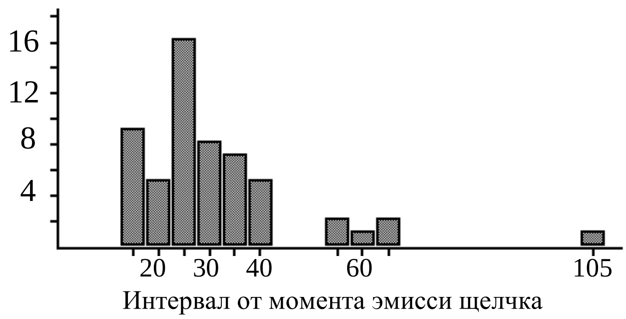


Рис.71. Фрагмент траектории полёта совки на фоне эмиссии щелчков (*а*). Стрелкой показан отрезок пути, который пролетела бабочка без существенных изменений параметров полёта. “*W*” – засветка от светодиода шаровой преграды (преграда обозначена круглым контуром); ***б*** - гистограмма распределения временных интервалов от момента эмиссии щелчка до начала отворота (горизонтальная ось). По вертикальной оси - количество реализаций в диапазоне 5 мс.



отчётливо проявилось в местном увеличении яркости участка трека (чем меньше скорость насекомого, тем больше время фотографической экспозиции). Однако определить с нужной точностью момент начала такого торможения по фотографиям не представлялось возможным. На рис.71, *б* приведена гистограмма распределения измеренных значений латентных периодов. Относительный дефицит данных в колонке 20 мс и выраженный максимум на 25 мс могут являться результатом неопределённости измерений на

фоне затемнённых участков траекторий, следовавших сразу после окончания действия яркостных отметок. Напомним, что это затемнение было введено в программу эксперимента для конкретизации направления полёта бабочки. Изломы траекторий на фоне затемнения, как правило, не видны, поэтому в ходе анализа моменты начала манёвров были отнесены на ближайшую видимую часть, т.е. на 25 мс. Пять реализаций с латентным периодом 20 мс представляли собой случаи явно выраженных поворотов, допускающих интерполяцию точки изгиба траектории. Среднее значение латентного периода начала манёвра, рассчитанное по гистограмме на рис.71, *б* составило 34 мс. В результате переноса части значений из колонки 25 мс в колонку 20 мс среднее значение латентного периода должно было несколько уменьшиться, однако за счёт небольшого падения скорости полёта бабочек во время маневрирования это значение уже оказалось меньше реального, поэтому никакие дополнительные поправки в результаты не вносились.

Полученное нами значение (34 мс) меньше аналогичной оценки Редера (45 мс - время запуска поведенческой реакции совок на пульсирующий ультразвук (Roeder, 1967b)). Скорее всего, наш результат не занижен и соответствует действительности, так как при эхолокации бабочка ожидает отражённый сигнал во вполне определённый и короткий интервал времени после собственного щелчка, что должно способствовать более быстрому запуску адекватной моторной программы.

5.4.3. Связь между координатами встречных преград и маневрами насекомых

На рис.69 выделена зона А, внутри которой фактически отсутствуют реализации, характеризующиеся одновременно малыми дальностями D и углами φ. Неравномерность распределения точек в координатной плоскости можно объяснить либо уменьшением акустической активности насекомых рядом с преградами, либо отсутствием у них в этих условиях маневров в ответ на эхо.

Средняя плотность реализаций внутри аналогично очерченной зоны А рис.70 примерно равна (с ошибкой менее 10%) сумме плотностей реализации рис.69 и рис.70 вне её границ. Сумма реализаций двух диаграмм - это общее количество зарегистрированных акустических импульсов. Таким образом, точки эмиссии ультразвуков у подопытных насекомых в целом равномерно распределены в координатах D и φ, т.е. излучение щелчков у бабочек не зависело от расстояний до преград и углов подлета к ним. Можно сделать вывод, что форма границы зоны А определялась неспособностью насекомых реагировать изменением траектории на эхо на малых дальностях и углах визирования лоцируемого предмета. Особенно сильно этот эффект был выражен при движении бабочек прямо на шаровую преграду - в этих случаях они не маневрировали после излучения щелчка на расстояниях $D<7$ см.

На рис.72 представлена форма границы зоны А в полярных координатах, построенная по данным распределения реализаций на диаграмме рис.69. При углах визирования $\varphi<45°$ радиус зоны возрастает от 3 см до 7 см при $\varphi=0$. Граница при больших углах визирования ($\varphi>45°$) показана условно, так как радиус зоны в этом случае уже близок к длине крыла бабочки.

"Мертвая зона" является обычным атрибутом импульсных эхолокационных систем. Её радиус определяется, как правило, временем восстановления чувствительности приемника после излучения зондирующего импульса, однако возможны и другие объяснения формы зоны А. Обсуждение этого вопроса будет изложено ниже в разделе 5.5.

Влияние условий встречи с преградами на движение насекомых после эмиссии щелчка прослеживалось также за границей зоны А. При дальностях $D<12.5$ см и $\varphi>30°$ количество реализаций на рис.69 $N_1=42$ больше соответствующего количества реализаций на рис.70 ($N_2=20$). На малых углах визирования ($\varphi<30°$) реализации на рис.69 и рис.70 распределены поровну ($N_1=N_2=14$), т.е. процент реакций на эхо снижался при уменьшении φ. Вне зоны А при углах $\varphi<30°$ наблюдались также различия в распределении значений скоростей полета. Средняя

скорость совок (V_1), давших реакцию, оказалась меньше скорости (V_2) бабочек, не реагировавших на препятствия: V_1=1.05±0.16 м/с и V_2=1.8±0.18 м/с. При углах φ>30° эта разница неочевидна: V_1=1.37±0.16 м/с и V_2=1.45±0.2 м/с (после значений скорости указаны доверительные интервалы при *Н*о<0.05). Средняя скорость полета подопытных бабочек, рассчитанная по всем реализациям, составила 1.4 м/с. В области расстояний до преград D>12.5 см (зона Б на рис.69) плотность реализаций снижена по сравнению с пограничным с ней участком. Весьма вероятно, что граница зоны Б характеризует максимальную дальность обнаружения модельных шаровых преград.

Провести аналогичные исследования реакций совок на сетчатые сферы было значительно сложнее, так как в большинстве случаев бабочки в моменты эмиссии щелчков находились одновременно

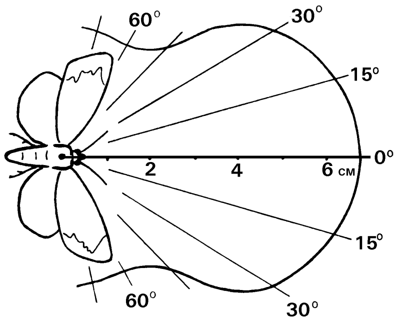


Рис.72. Граница "мёртвой зоны" эхолокационной системы совок в полярных координатах угол визирования – дальность (φ - *D*).

вблизи шаровых преград, имевших значительно больший коэффициент отражения звуковых волн. По этой причине удалось выделить лишь четыре десятка точек рядом с сетчатыми сферами, где влиянием других элементов арены можно было бы пренебречь. Из общего количества (40) реализаций такого типа 13 (32%) можно было формально интерпретировать как реакции совок на сетчатые преграды, но какой-либо закономерности в их распределении выявить не удалось.

5.5. Анализ факторов, влиявших на распределение результатов поведенческих экспериментов

После того как были получены данные о поведении совок среди модельных шаровых преград и динамике акустической эмиссии насекомых (см. разделы 3.1.4., 5.3., 5.4.), появилась возможность провести сравнительный анализ распределения результатов опытов первой (см. раздел 5.3.1., рис.64) и второй серий (см. раздел 5.3.2., рис.66, *а*, *б*).

Группа П1 в распределении на рис.64, симметричная относительно "0", по-видимому, объединяет результаты тестирования не щёлкавших бабочек. Аналогичный максимум на гистограмме рис.66, *а* образован в первую очередь результатами именно такого типа.

В пике гистограммы рис.66, *г*, в отрицательной области значений K, сгруппированы данные опытов с бабочками, по-видимому, стремившимися к акустически яркой преграде. Сходного по смыслу пика на гистограмме рис.64 нет, зато она содержит группу с высокими значениями K>0.6, не имеющую аналога в распределении результатов второй серии.

На гистограммах рис.64 и рис.66, *б* наблюдается сходная структурная особенность: резкий обрыв распределений на уровнях K=0.5. Экспериментальные условия в обеих группах можно охарактеризовать отношением коэффициентов отражения акустически светлых и акустически тёмных модельных преград (k_W/k_V - акустический контраст). В случае применения уголковых отражателей, это отношение в среднем равно 2, тогда как для сферических преград контраст был значительно больше: 7.2 при дальности до поверхности шара 3 см и 4.5 при дальности 6 см. Коэффициенты отражения уголковых преград мало зависели от расстояния до бабочки, тогда как для шаров этот показатель уменьшался с увеличением дальности. Таким образом, акустические условия в двух экспериментальных сериях различались весьма существенно, из чего можно сделать вывод, что ограничение результатов выше K=0.5-0.6 на обеих гистограммах не было прямо связано с амплитудными характеристиками эхолокационных систем подопытных насекомых.

Для выяснения особенностей взаимодействия бабочек с преградами была исследована математическая модель, основанная на результатах промеров пространственных отражательных характеристик уголковых преград обоих типов. В процессе модельного эксперимента "бабочка многократно подлетала" с произвольных ракурсов к "уголковым отражателям" того или иного

типа. Столкновениями "бабочки с преградами" считали те случаи, когда расчётная дальность эхолокационного обнаружения отражателя (D) оказывалась меньше критической (D_o):

Критическое расстояние было определено как сумма полугабарита совки (2.5 см) и среднего пути пролёта бабочки от момента излучения зондирующего щелчка до начала её отворота. Смысл такого критерия заключается в том, что при $D<D_o$ бабочка столкнётся с препятствием, не успев совершить необходимый манёвр облёта.

Средняя скорость вдоль траектории в расчётах принята равной Vc=1 м/с, латентный период начала реализации моторной программы поворота Δt=34 мс. Эти данные были получены ранее в процессе анализа траекторий полёта совок (раздел 5.5.). За время 34 мс совка, летящая со скоростью 1 м/с, пролетит 3.4 см, тогда $D_o \approx 6$ (см).

Можно возразить, что прямым движением бабочки на отражатель не исчерпываются все варианты взаимодействия насекомого со встречными преградами: возможно также нецентральное сближение, при этом критическое расстояние $D_o<6$ см. При таких условиях чувствительность эхолокационной системы будет возрастать с увеличением угла визирования по мере сближения бабочки с препятствием (диаграмма направленности тимпанальных органов совок ориентированы в сторону больших углов визирования (см. раздел 4.8.)). Однако учёт всех вариантов пространственных взаимодействий приведёт к неоправданному усложнению нашей модели и потребует знаний о стратегии эхолокационного поведения совок, которые пока являются весьма неполными. Критичность выбора величины D_o для результатов моделирования проще оценить, проведя расчёты при других её значениях, например, при D_o=5 см.

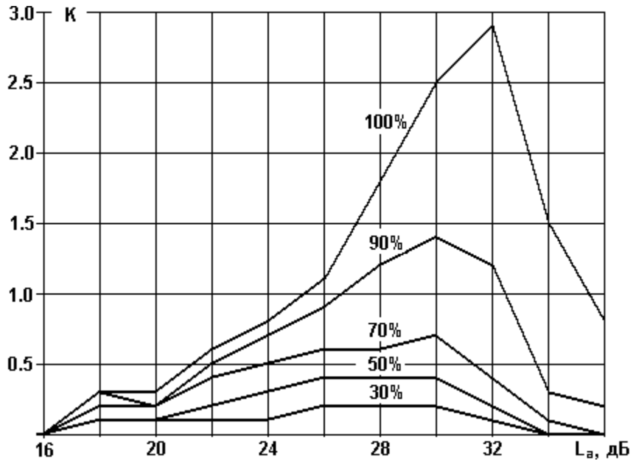


Рис.73. Расчётные зависимости параметра K от осевой чувствительности (горизонтальная ось - L_a) и активности эхолокационной системы (указана в процентах над каждой кривой).

Как показал анализ динамики акустической эмиссии совок, эхолокационная активность у бабочек чередуется с пассивными периодами различной длительности, когда насекомые не излучают щелчки (для различения в тексте терминов вероятности обнаружения препятствия и активности эхолокатора первая (*p*) исчисляется в долях единицы, а вторая (*Act*) - в процентах). С учётом нестабильности эмиссии вероятность своевременного обнаружения преград должна быть заведомо ниже единицы. Эффект снижения акустической активности особенно выражен при полёте совок в полной темноте, т.е. в условиях получения обсуждаемых экспериментальных результатов.

На рис.73 приведено семейство расчётных графиков зависимости величины K от чувствительности эхолокационной системы модельной "бабочки" в осевом направлении $L_{anterior}$, или L_a и её локационной активности (указана в процентах над каждой кривой). Чувствительность эхолокационной системы принята равной $L=P_o-Th$ (дБ), где P_o - пиковый уровень излучаемых бабочкой щелчков, измеренный на расстоянии 2 см от её тела и Th - минимальный уровень эха,

вызывающий адекватную поведенческую реакцию насекомого. Следует отметить весьма характерную особенность полученных зависимостей: при активности локации *Act*<90% в диапазоне L_a>30 дБ значение K начинает уменьшаться, приближаясь к нулю при L_a>36 дБ. Следовательно, бабочки, продемонстрировавшие в наших опытах высокую разницу в числе касаний о преграды разного типа (K>0.5), имели эхолокационную чувствительность L_a<34 дБ.

Из анализа графиков на рис.73 также следует, что результаты тестирования в большей степени определялись локационной активностью подопытных насекомых, нежели величиной чувствительности их эхолокационной системы. Более того, при уровне активности 50-70% в диапазоне L_a=24-31 (дБ) расчётное значение K практически не зависит от L_a (K=0.4-0.6 - зона стабильности), другими словами, подопытные бабочки с разной чувствительностью могли давать сходные результаты. Именно этим обстоятельством можно объяснить образование выраженного пика при K=0.4-0.5 на гистограмме рис.64.

Если предположить, что ограничение в распределении результатов второй серии опытов со сферическими преградами (K=0.6) также определялось эхолокационной активностью, то можно вычислить уровень последней. Расчёты дают значение *Act*=50÷64%. Другими словами, в среднем только каждая вторая встреча бабочки с препятствием проходила на фоне действующей эхолокации. Значения K>0.8 можно было получить только с теми бабочками, которые очень активно использовали эхолокацию (т.е. часто щёлкали; *Act*>80%, рис.73). В первой серии экспериментов такие бабочки встретились 4 раза, а во второй серии опытов - ни разу.

На основании анализа результатов моделирования статистики столкновений совок с преградами удалось объяснить ограничение K<0.6 в распределении данных на гистограммах в первую очередь следствием низкой акустической активности насекомых в экспериментальных условиях. Были и другие факторы, которые также снижали результативность опытов, например спорадические изменения мотивации бабочек в ходе экспериментов. Особенности поведения совок во многом определяются их видовой принадлежностью, а таксономический состав совок в двух сериях экспериментов различался.

Для того чтобы обеспечить своевременное обнаружение уголкового отражателя с расстояния D_o, эхолокационная система должна иметь чувствительность не ниже определённого значения. По графикам на рис.73 определяется диапазон достаточной осевой чувствительности эхолокатора - L_a=26÷30 дБ.

Величину L_a можно также рассчитать, используя зависимость дальности обнаружения шара от чувствительности эхолокационной системы. Для Do=6 см расчётная чувствительность в этом случае получается равной L_a=28 дБ - это нижняя допустимая граница. Так как диаграмма направленности тимпанального органа совок ориентирована примерно перпендикулярно продольной оси насекомого (см. рис.49), максимальная чувствительность эхолокатора должна быть выше примерно на 5 дБ по сравнению с L_a, т.е. L=33 дБ. Соответственно, для уголковых отражателей L=29÷36 дБ.

Если принять Do=5 см, то все расчётные значения эхолокационной чувствительности станут меньше примерно на 3 дБ. Уменьшение критической дальности D_o до 2.5 см возможно при нецентральном сближении бабочки с преградой со скоростью, меньшей по сравнению с расчётной (V<1 м/с). Таким образом, величина D_o является функцией угла визирования преграды φ на момент эмиссии щелчка и скорости сближения V. Совки могут издавать щелчки через определённые интервалы времени, минимально равные периоду взмаха (для исследованных нами видов совок этот период примерно равен 30 мс), поэтому очередной эхолокационный импульс совершенно необязательно будет излучён на расстоянии именно 6 см от поверхности преграды. Если бабочка, к примеру, щелкнула на расстоянии 8 см (за пределами расчётной зоны восприятия эха 6 см), то следующий щелчок произойдёт уже на дальности до поверхности преграды менее 5 см (при скорости полёта 1 м/с) и бабочка, восприняв эхо, может не успеть совершить манёвр облёта. Следовательно, даже при высокой частоте повторения щелчков есть вероятность пропуска препятствия. Наиболее неблагоприятный курс движение

насекомого - на центр шара. В этом направлении радиус критической границы зоны реакций на эхостимулы будет максимальным. Для снижения вероятности столкновения значение осевой чувствительности L_a должно быть выше найденной пороговой величины (28 дБ).

Измеренный в поведенческих опытах порог реакций совок *E. paleacea* с учётом влияния пассивного эха от излучателя можно принять равным 34 дБ УЗД (при задержке эха 0.5 мс), соответственно, порог совок *B. satura* с теми же поправками – 28 дБ УЗД (см. рис.58 раздел 5.2.5.). С учётом минимальной амплитуды щелчков порядка 70 дБ УЗД чувствительность эхолокатора составляет L=36÷42 дБ. Эта величина в среднем больше теоретических оценок (29÷36 дБ), т.е. реальное значение эхолокационной чувствительности совок оказалось достаточным для объяснения результатов экспериментов на карусельных установках.

Расчёты также показали, что эхолокационная активность бабочек при тестировании на карусельных установках не превышала 50%, т.е. подопытные совки "не замечали" встречную преграду примерно каждый второй раз. Косвенно данный вывод подтвердили результаты анализа траекторий полета совок среди модельных препятствий: за время между двумя последовательными щелчками бабочки пролетали расстояния, зачастую превышавшие радиус эхолокационного восприятия шаровых препятствий (раздел 5.4.). Эти факты ставят под сомнение возможность полноценной ориентации насекомых, основанной исключительно на использовании эхолокации.

С другой стороны, было замечено, что совки в полёте чаще и регулярнее издавали ультразвуки на свету (Лапшин и др., 1993), из чего можно было бы предположить, что зрительная информация как-то влияет на акустическую активность бабочек. Для проверки возможности взаимодействия зрительной и эхолокационной систем нами были поставлены специальные эксперименты (раздел 6.).

Форма мёртвой зоны. Отличительная особенность импульсных эхолокаторов - наличие зоны нечувствительности к отраженным сигналам (мёртвой зоны) в непосредственной близости от приемопередатчика. Её радиус определяется кратковременной неспособностью воспринимать эхо, следующее с малой задержкой относительно зондирующего импульса, так как последний, обладая значительно большей амплитудой, приводит к перегрузке входных элементов приемного устройства. Для уменьшения радиуса "мёртвой зоны" необходимо в моменты генерации эхолокационного сигнала автоматически выключать на некоторое время вход приемника и тем самым защищать его от перегрузок.

Возможность подавления реакций слуховых рецепторов тимпанального органа бабочек сильными собственными сигналами ранее обсуждена теоретически и затем была проверена экспериментально (разделы 4.7.3., 5.2.5.). Если чувствительность воспринимающей системы после эмиссии зондирующего сигнала восстанавливается не резко, а постепенно за время, близкое к ожидаемой задержке эха (например, как показано на рис.58), то радиус мёртвой зоны должен уменьшаться в направлении максимума обобщенной диаграммы направленности эхолокатора. Диаграмма направленности слуховых органов совок представляет собой лепесток, напоминающий по форме кардиоиду, ориентированный примерно ортогонально продольной оси тела насекомого (пространственные характеристики слуха совок описаны в разделе 4.8.). Таким образом, можно ожидать симметричного сужения размеров "мёртвой зоны" на углах визирования, близких к 90°. В результате такого сужения получается фигура, очень напоминающая зону отсутствия двигательных реакций бабочек на эхо (см. рис.72).

В передней полусфере пространственные зоны чувствительности двух тимпанальных органов совок взаимно перекрываются, образуя область, в которой эхо от шаровой преграды будет восприниматься одновременно по двум слуховым путям (бинаурально) (см. рис.74). Область перекрытия зон чувствительности также оказалась сходной по форме и размерам с экспериментально полученной "мёртвой зоной". Возникла гипотеза, что эффект "мёртвой зоны" связан с неопределенностью оценки углового положения лоцируемых предметов относительно

продольной оси тела насекомого. Расчеты, проведённые на основе результатов электрофизиологических экспериментов, показали, что ожидаемый угол такой неопределённости (±26°) меньше ширины раскрыва экспериментально полученной "мёртвой зоны" (примерно ±45°), т.е. спецификой кодирования бинауральной информации нельзя полностью объяснить пространственные характеристики этой зоны (Лапшин, Фёдорова, 1996).

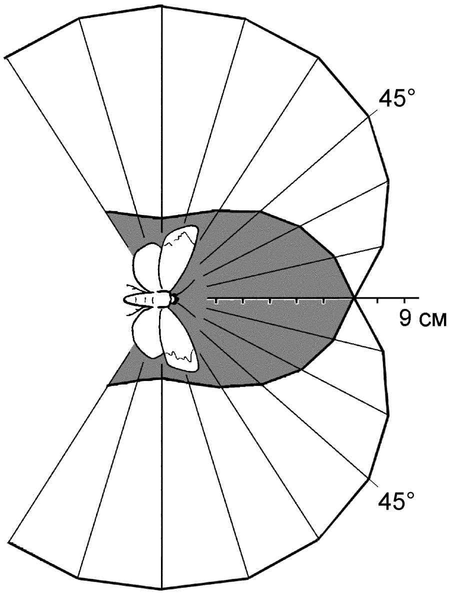


Рис.74. Расчётные границы дальности эхолокационного обнаружения шаровых преград (для передней полусферы). Серым цветом обозначена область, в которой возможно бинауральное восприятие эха.

Третье объяснение сниженной способности бабочек реагировать на предметы в передней полусфере вытекает из выводов предыдущего раздела: бабочки ударялись о преграды, не успев совершить необходимый манёвр облёта. Критическая дальность в осевом направлении нами была принята Do=6 см при скорости бабочки вдоль траектории 1 м/с, при скорости 1.4 м/с это расстояние увеличивается до 7 см. Имеется наблюдение, косвенно "работающее" на последнюю гипотезу: совки, у которых были зафиксированы манёвры после эмиссии щелчков, летали в среднем медленнее, чем те насекомые, у которых подобные манёвры не наблюдались (раздел 5.4.3.). Эта разница была особенно заметна на малых углах визирования, т.е. при более критичных условиях встречи с преградой.

Скорее всего, в формировании "мёртвой зоны" принимали однонаправленное участие все три фактора - именно этим можно объяснить стабильность пространственных характеристик зоны у разных экземпляров совок.

5.6. Эхолокация в системе пространственной ориентации совок

Фактический материал дает основание полагать, что эхолокационная система совок рассчитана в первую очередь на обнаружение предметов в непосредственной близости от летящего насекомого, обеспечивая безопасность движения в "полётном коридоре". Способность бабочек к эхолокации создает условия для более полного и эффективного использования темного времени суток.

Из наблюдений случаев, когда совки стремились к обнаруженному предмету, можно сделать вывод, что эхолокационная информация не определяет однозначно направление движения насекомого. Скорее всего, воспринятое эхо запускает уже подготовленную в ЦНС поведенческую программу, например облёт обнаруженного препятствия или посадочный манёвр. Такой логикой управления моторными центрами можно объяснить малые (порядка 30 мс) латентные периоды активации манёвров после эхолокационного контакта.

Какие альтернативные воспринимающие системы могли бы использовать бабочки для получения информации хотя бы о ближайшем окружении? Можно перечислить как минимум две: приёмники длинноволнового инфракрасного излучения (Kay, 1969) и аэродинамические рецепторы, чувствительные к искажениям воздушных вихрей, сопряженных с собственным движением насекомого.

Приёмники инфракрасного излучения у насекомых пока еще не изучены, но, даже если бабочки и обладают способностью воспринимать такое излучение, встает проблема различения

элементов растительности при низком тепловом контрасте - последнее обстоятельство резко повышает требования к спектральной селективности такого приёмника.

Искажения аэродинамических вихрей не могут нести информацию о положении предметов в передней полусфере перед бабочкой, так как эти вихри остаются в основном позади летящего насекомого (Бродский, 1988). Но бабочка является также источником низкочастотных акустических волн (см. раздел 3.4, рис.14), поэтому сохраняется теоретическая возможность её ориентации в ближнем акустическом поле с помощью трихоидных сенсилл, расположенных на крыльях и теле насекомого.

Можно также допустить, что высокочастотные всплески, возникающие в такт с каждым взмахом (призвуки полёта, см. раздел 3.4., рис.13) наряду с более громкими зондирующими импульсами используются совками при эхолокации на расстояниях порядка нескольких сантиметров (в ближней зоне). Эти сигналы следуют на каждый взмах, диаграммы их излучения при вертикальном положении крыльев ориентированы примерно в том же направлении, что и зоны максимальной чувствительности тимпанальных органов. С учётом высокой чувствительности слуховой системы совок к коротким ультразвуковым импульсам (раздел 5.2.5.) перечисленные факторы в сумме могут обеспечить достаточную эффективность эхолокации при использовании высокочастотных призвуков полёта.

По-видимому, основное назначение локатора совок - обнаружение и сопровождение окружающих предметов около машущих крыльев, т.е. как раз на тех ракурсах, где возможности зрения должны быть снижены из-за больших угловых скоростей смещения элементов окружения. На малых углах визирования (прямо перед насекомым) способность бабочек реагировать на эхо заметно ограничена (Лапшин, 1995). Этот факт также косвенно указывает на то, что зрение и эхолокация в своих возможностях дополняют друг друга.

6. СВЯЗЬ ЗРИТЕЛЬНОЙ И ЭХОЛОКАЦИОННОЙ СИСТЕМ

6.1. Влияние зрительной информации на динамику эмиссии ультразвуков

Совки наиболее активны в сумеречное и ночное время суток, их зрение приспособлено к восприятию слабых световых потоков (Мазохин-Поршняков, 1965; Антакова и др., 1970). После получения данных о способности этих бабочек к эхолокации стал актуальным вопрос о взаимодействии зрительной и эхолокационной систем. Обе эти системы основаны на совершенно разных физических принципах, но имеют сходные задачи, их согласованное использование могло бы обеспечить насекомым более широкие возможности при ориентации в пространстве.

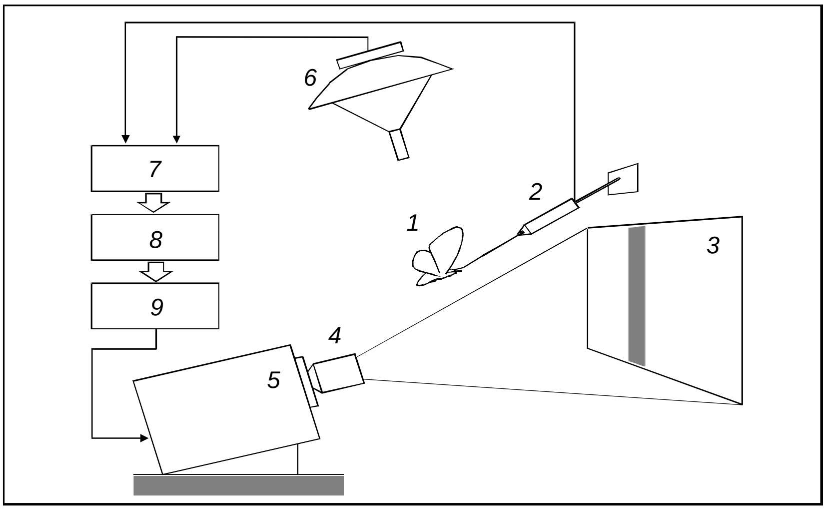


Рис.75. Схема экспериментальной установки. Бабочка (*1*) укреплена на датчике горизонтального смещения (*2*) перед экраном (*3*). На экран через объектив (*4*) проецируется изображение с осциллографа (*5*). Для регистрации щелчков, издаваемых насекомым, служит акустический приемник (*6*). Сигналы с датчика и акустического приемника поступают на аналогово-цифровой преобразователь (*7*), связанный с компьютером (*8*). Компьютер управляет видеоадаптером (*9*), формирующим управляющие сигналы для осциллографа.

Как уже было сказано ранее, в полной темноте эффективность эхолокатора совок сильно ограничена, прежде всего, из-за низкой средней частоты повторения зондирующих сигналов (см. раздел 5.5.). С другой стороны, у нас имелось много разрозненных наблюдений, указывающих на усиление акустической активности совок в ответ на какие-либо изменения в их поле зрения. Появилось естественное предположение, что зрение по какому-то ещё непонятому алгоритму инициирует излучение щелчков. В этой связи была поставлена задача определить характер влияния визуальной информации на динамику эмиссии ультразвуков у совок (Лапшин, 1996).

Для решения этой задачи подопытному насекомому на проекционном экране демонстрировали зрительные стимулы, сходные с изображением движущегося на бабочку со скоростью 1 м/с ствола дерева диаметром 4 см. Одновременно проводили регистрацию акустических щелчков, издаваемых бабочкой, укрепленной на датчике движения (см. рис.75). Фоновое растровое освещение проекционного экрана соответствовало естественному при полной луне (0.2÷0.5 лк).

В начале опыта бабочку (*A. perflua*) выдерживали 10 минут при выключенном освещении (темновая адаптация), затем последовательно предъявляли стимулы, соответствовавшие трем модификациям движения препятствия: с промахом в 4 см влево от тела насекомого (L), аналогичное движение, но вправо (R), движение прямо на бабочку (F). Графики изменения угловых положений правой и левой границ стимулов относительно центра экрана приведены на рис.76. Расчеты проведены в диапазоне изменения дальности от 62 до 2 см от преграды до насекомого.

Бабочка, закрепленная воском на поводке датчика горизонтального смещения, располагалась на расстоянии 50 см от проекционного экрана шириной 1 м и высотой 70 см. В качестве проектора был использован осциллограф с укрепленным перед его экраном объективом. Цвет свечения люминофора экрана осциллографа - зеленый. Управление смещением и яркостью луча осциллографа осуществлялось компьютером через специальный видеоадаптер. Эта система формировала на экране осциллографа светлый прямоугольный растр и темную полосу на его фоне. Положение границ этой полосы, а также скорости их смещения относительно центра растра определял компьютер по специальной программе. Стимул в виде узкой темной полосы возникал в центре экрана внезапно. На последнем этапе предъявления границы стимула смещались за пределы растра. В режиме F в этот момент экран темнел полностью на время 10 мс. Частота кадровой развертки растра – 700 Гц, при таком темпе смены кадров совки должны были воспринимать изображение слитно, без мельканий (Антакова и др., 1965; Agee, 1971b).

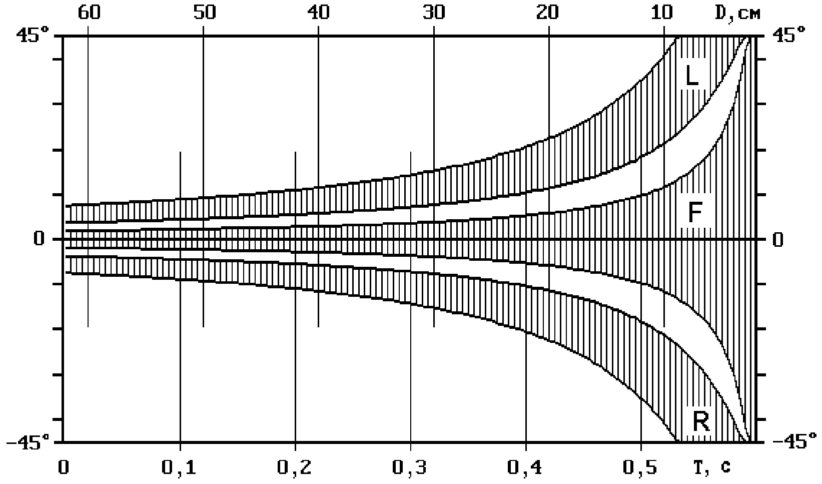


Рис.76. Графики углового положения границ стимула в поле зрения подопытной бабочки: L - имитация смещения препятствия влево от насекомого, R - вправо, F - прямо на бабочку. По верхней горизонтальной оси - расчетное расстояние бабочки до преграды, по нижней - время с момента начала действия стимула, по вертикальной оси - угол визирования.

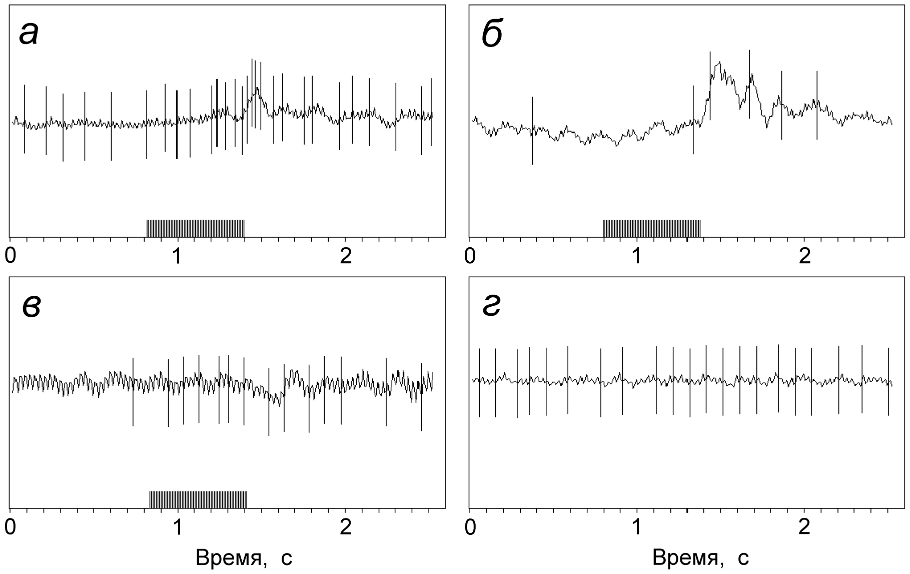


Рис.77. Примеры реакций совок на зрительные стимулы (*а, б, в*); *г* - фрагмент записи спонтанной активности подопытного насекомого. Отклонению линии вверх соответствует движение бабочки влево, ее быстрые колебания связаны с отдельными маховыми движениями. Вертикальными линиями отмечены моменты регистрации щелчков. По горизонтальной оси - время с начала регистрации. Тёмным прямоугольником обозначен период действия стимула.

Как правило, предъявление совкам на экране изображений движущейся темной полосы вызывало ответное учащение эмиссии щелчков (см. рис.77). Если же у бабочки перед опытом фоновой акустической активности не было, то стимул не инициировал эмиссию ультразвуков. В ходе первых экспериментов насекомым предъявляли также инвертированное по освещённости изображение, т.е. светлую вертикальную полосу на темном фоне, однако бабочки на такой стимул почти не реагировали, поэтому в последующих опытах этот режим стимуляции не использовался.

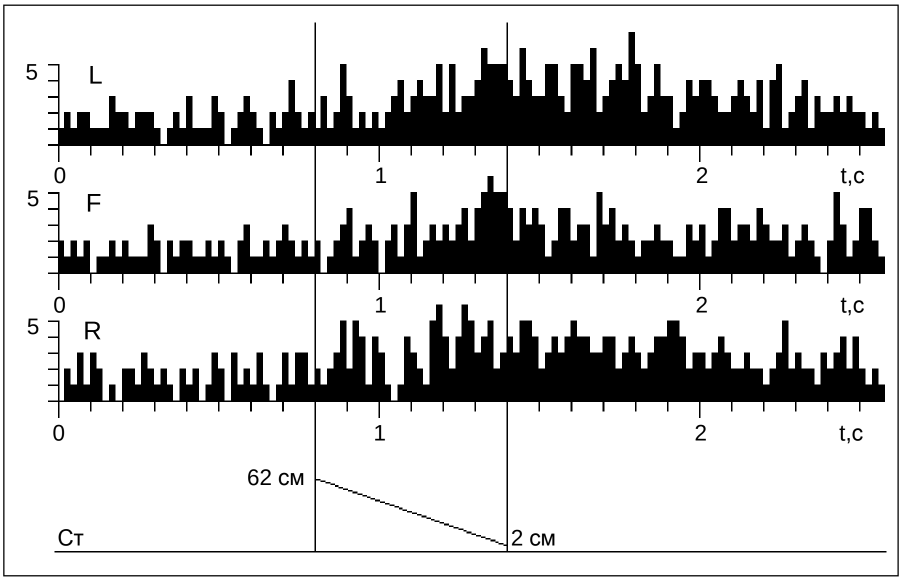


Рис.78. Гистограммы распределения акустических импульсов. По горизонтальной оси - текущее время с момента начала регистрации, по вертикальной - количество импульсов в одном канале накопления. Вертикальными линиями отмечены моменты начала (0.8 с) и окончания (1.4 с) зрительного стимула, имитировавшего перемещение препятствия слева (L), справа (R) относительно бабочки и прямо (F) на нее. Внизу представлен график изменения расчетного расстояния от преграды до насекомого.

Никакой связи между направлением движения стимула на экране (вправо или влево) и ответным смещением бабочек в горизонтальной плоскости выявить не удалось: как правило, совки не давали выраженных моторных реакций на стимулы. В тех же случаях, когда реакции были (см. рис.77, *а* и *б*), они отличались однотипной, специфичной для каждого экземпляра направленностью, независимой от направления движения полосы. Существенного увеличения вероятности двигательного ответа совок удалось добиться при более контрастных изменениях яркости источника зрительных стимулов, но об этом речь пойдет в следующем разделе.

На гистограммах распределения щелчков во времени (см. рис.78) видно, что акустическая активность совок постепенно нарастала по мере "приближения препятствия" и продолжалась на более или менее постоянном уровне в течение ещё 0.5÷2 с после исчезновения изображения с экрана.

На гистограммах "L" (движение изображения влево от бабочки) и "F" (движение прямо) положение первого максимума определялось быстрым ростом акустической активности подопытных бабочек на интервале 1.3÷1.4 с, то есть в последние 100 мс действия стимула. Такое увеличение амплитуды распределения было следствием резкого повышения частоты эмиссии (см. рис.77, *а*). При исходно низкой частоте следования щелчков в указанном интервале увеличивалась вероятность излучения одиночных импульсов (см. рис.77, *б*).

Статистический анализ интервалов между щелчками совок показал, что на фоне стимула и после него увеличивается количество коротких интервалов (1-3 периодов взмаха). В последействии тенденция в распределении интервалов сохранялась почти в том же виде для

каждой модификации стимула. С наибольшей вероятностью щелчки следовали с интервалами 3 периода взмаха, причем такой режим эмиссии не был связан очевидным образом с конкретными условиями стимуляции. На рис. 77, *г*, где приведен фрагмент записи фоновой активности одной из бабочек, на интервале 1.1-1.8 с расположена серия из семи импульсов, следующих с периодом в 3 периода взмахов.

Таким образом, в ответ на зрительную стимуляцию у совок наблюдалось увеличение средней частоты генерации эхолокационных щелчков. Динамические характеристики эмиссии при этом становились близкими к наблюдаемым в естественных условиях (раздел 3.1.5.).

Как было показано выше (раздел 5.5.) эффективность эхолокационной ориентации (без участия зрения) зависит от расстояния, которое пролетает бабочка за время между двумя последовательными зондирующими импульсами. В тех случаях, когда это расстояние больше радиуса чувствительности эхолокационной системы, резко снижается вероятность своевременного обнаружения насекомым встречных преград. **При координированной работе зрительной и эхолокационной систем требование к стабильности акустической эмиссии теряет свою остроту, так как моменты излучения одиночных щелчков или их серий в этом случае могут определяться в ЦНС на основе визуальной информации, т.е., когда препятствие уже обнаружено.**

Повышенный уровень акустической активности, наблюдавшийся у совок после исчезновения изображения на экране, можно объяснить тем, что бабочки не получали подтверждения посредством эхолокационных контактов о наличии близкой преграды, т.е. они не могли определить, куда исчезло препятствие после окончания действия стимула. Если задача слежения за приближающимся объектом передается в ЦНС последовательно от зрения к эхолокационной системе, то отсутствие эха после исчезновения изображения из поля зрения насекомого означало ошибку в ориентации и, следовательно, необходимость многократной перепроверки данных, что и выразилось в учащении эмиссии. В этом плане прослеживается аналогия с реакциями совок в ответ на резкое прекращение ретрансляции эхоподобных стимулов - в таких ситуациях бабочки также начинали активно щёлкать (см. рис.53, *в*, *г*; раздел 5.2.). Подобный параллелизм в поведении летящих совок, скорее всего, отражает работу алгоритма инициализации эхолокационной системы.

Проекционная установка (см. рис.75) в последующих опытах была использована в качестве дополнительного приспособления для повышения уровня фоновой акустической активности подопытных совок. Бабочке в темноте на проекционном экране демонстрировали темную полосу, которая по-прежнему должна была обозначать ствол дерева на пути летящего насекомого. Аппаратная часть контура управления смещением полосы на экране была дополнена датчиком горизонтального смещения бабочки. При попытках насекомого отвернуть в сторону программа слежения начинала сдвигать полосу на экране в противоположном направлении, имитируя тем самым успех маневра насекомого. Иными словами, в упрощенном виде был реализован принцип реафферентации. Ширина полосы на экране в ходе опыта оставалась постоянной, т.е. "ствол дерева не приближался" к летящей бабочке.

Дополнительная зрительная стимуляция вызвала заметное оживление среди подопытных совок, как в смысле повышения их двигательной активности, так и увеличения темпа фоновой акустической эмиссии. Как следствие, повысился "выход" экспериментальных результатов. Метод оказался эффективным при дефиците экземпляров определенного вида, особенно в осенние месяцы, когда из-за погодных ограничений необходимо было успеть получить репрезентативную серию данных в течение двух-трех суток.

6.2. Временные характеристики двигательных ответов бабочек на зрительные стимулы

Как известно, у совок суперпозиционные глаза: в состоянии темновой адаптации происходит миграция изолирующего пигмента и просветление стенок омматидиев. Воспринимаемый насекомым световой поток при этом увеличивается за счёт фотонов, приходящих с разных направлений, одновременно происходит снижение остроты зрения в несколько раз (Мазохин-Поршняков, 1965). Чувствительность рецепторов ночных бабочек доведена, по-видимому, до предела возможного: вероятность регистрации отдельного фотона равна 0.7. Однако глаз у бабочек имеет небольшую площадь и не может стать больше из-за ограниченных размеров самого насекомого, поэтому ночью под пологом леса чувствительность зрения у небольших животных имеет чисто физические ограничение, связанное с квантовой природой света.

Тем не менее, по-видимому, специфика обработки изображений, построенных по ограниченному числу воспринятых фотонов, позволяет ночным насекомым ориентироваться в условиях чрезвычайно низкой освещённости. Тогда возникает естественный вопрос о преимуществах эхолокации по сравнению со зрением.

На рис.71, *а* приведен фрагмент траектории полёта щелкавшей совки. Стрелкой показан отрезок пути, который бабочка пролетела без существенных изменений параметров траектории. Время пролёта в данном случае составило примерно один период взмаха. Если бабочка по каким-то причинам быстро не отреагировала на эхолокационную информацию, то начало последующего маневра отодвигалось ещё на один период взмаха (см. рис.71, *б*). На основании таких наблюдений можно выдвинуть гипотезу, что эхолокационная система совок совместно с моторными крыловыми центрами обеспечивает более высокое быстродействие при реализации адекватных манёвров по сравнению со зрением. В этой связи надо было провести исследование времени задержки поведенческих реакций совок в ответ на простые зрительные стимулы.

Ночные бабочки в средней климатической зоне активны в условиях значительного отрицательного температурного градиента, связанного с ночным похолоданием. Поэтому желательно было также оценить влияние температуры на длительность латентного периода поведенческих реакций.

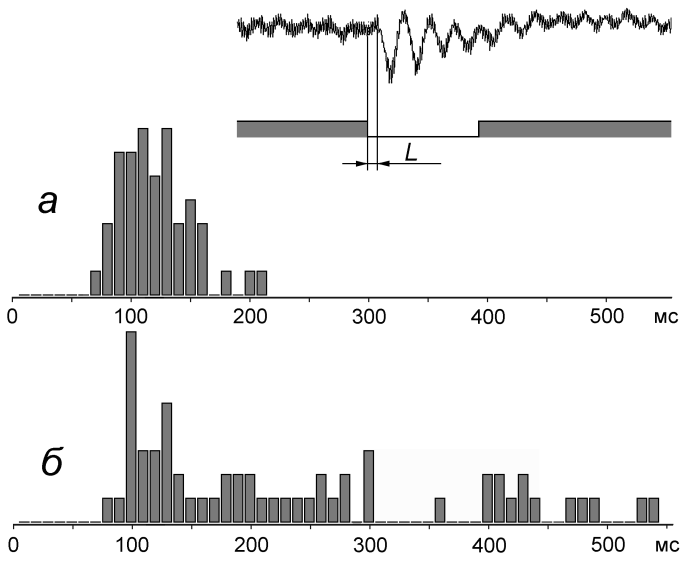


Рис.79. Гистограммы распределения значений латентного периода двигательных реакций совок *S. libatrix* в ответ на зрительные стимулы: ***а*** - при температуре окружающего воздуха 20-22°С и ***б*** – 14-16°С. В верхней части рисунка приведена схема измерения латентного периода (*L*) - от начала стимула (погасание светодиода) до начала двигательной реакции подопытной бабочки.

Более ранние исследования показали, что у летящих совок тело термостабилизировано: при измерении температуры воздуха от 7 до 15°С температура их тела меняется в пределах 5% (Bartholomew, Haindrich, 1973). Из этих данных следует, что латентные периоды реакций совок не должны существенно зависеть от температуры окружающего воздуха, но в этом следовало убедиться. Подопытная совка (*A. pyramidea, T. atriplicis*) находилась в условиях закреплённого полёта. В поле зрения бабочки был расположен постоянно включенный зеленый светодиод. Стимулом являлось погасание светодиода на время 1.5 сек, после чего светодиод загорался снова.

Выбор такого стимула определялся следующими соображениями: во-первых, при нормально горящем светодиоде мало влияние темновой адаптации бабочки, во-вторых, сохранялась возможность визуально контролировать поведение насекомого (опыты проводились при выключенном освещении), в третьих, у большинства мелких животных внезапное затемнение является признаком опасности, включающим реакцию затаивания или бегства.

Наиболее типичная форма ответа совок на резко наступившую темноту - рывок в сторону. На рис.79 показана схема измерения латентного периода реакции. Повторный ответ, уже на включение стимула, мог либо отсутствовать, либо был выраженным. Однако ответ на включение зачастую суммировался с колебаниями бабочки, следовавшими после первоначального выключения светодиода, поэтому точность временных оценок начала второй фазы была невысокой. Реакции, удобные для измерения латентных периодов, составляли примерно половину от общего количества регистраций.

В середине августа в Подмосковье стабильно приходит холодный циклон, при котором дневная температура воздуха может опускаться до 8-10°С. Естественно, бабочки в такую погоду практически не летят, однако в саду рядом с лабораторией (биостанция ИБР РАН "Кропотово") нам удалось найти сливу, на которой в большом количестве кормились совки *Scoliopteryx libatrix* L.. На этих бабочках удалось провести экспериментальную серию при температуре воздуха в лаборатории 14°С и затем сравнить с результатами, полученными на том же виде при температуре 20°С (см. рис.79, *а, б*).

Передний пик на гистограммах (90-140 мс), по-видимому, характеризует возможности зрительной системы, в то время как увеличение доли больших задержек при низкой температуре (см. рис.79, *б*) связано, скорее всего, с мотивационными особенностями бабочек. С учётом стабильности положения первого пика на гистограммах можно сделать вывод, что у летящих совок система внутренней терморегуляции действует весьма эффективно и на уровне головных ганглиев. На рис.80 приведены гистограммы, объединяющие результаты опытов со зрительной стимуляцией совок и данные измерений эхолокационных латентов.

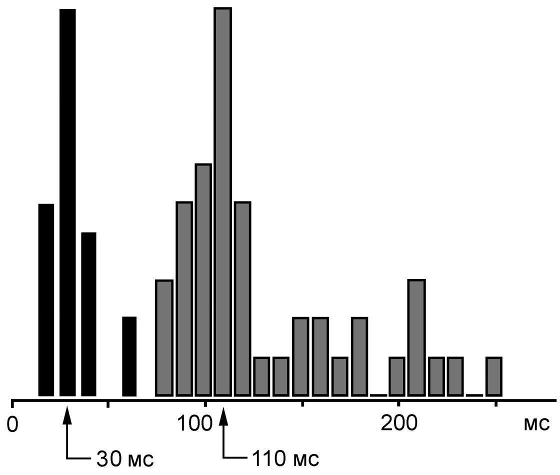


Рис.80. Гистограммы распределения значений латентных периодов двигательных реакций совок при эхолокации (закрашено чёрным цветом) и в ответ на зрительные стимулы (серый цвет).

Рисунок даёт ответ на вопрос, для чего совкам необходима эхолокация: латентный период реакций на зрительные стимулы в три раза больше чем у реакций на эхо. Фактор времени для летящего животного может стать определяющим, даже если его зрение по критерию необходимой чувствительности работает достаточно эффективно.

6.3. Механизмы оценки причинно-следственных связей между сигналами совок и внешними стимулами

В заключение темы взаимодействия зрительной и эхолокационной систем совок хотелось бы вернуться к уже рассмотренному ранее эффекту модификации режима эмиссии совок на фоне импульсного освещения (Лапшин, Воронцов, 2000б). Наши наблюдения показали, что при стимуляции совок световыми импульсами, синхронизированными с их щелчками, может произойти существенный сдвиг фазы взмаха, к которой приурочена генерация щелчков (бабочки начинали щелкать при верхнем положении крыльев, в то же время при отсутствии импульсного подсвета, эмиссия щелчков была приурочена к фазе горизонтального положения крыльев; см. раздел 3.1.3.).

У совок конвергенция зрительной и акустической информации возможна на уровне головных ганглиев (Roeder, 1969a; 1969b; 1973). Именно в протоцеребруме совок Редер обнаружил нейроны, акустические ответы которых модулировались со стороны зрительной системы.

Наши наблюдения показали, что совкам глубоко небезразличны события, происходящие непосредственно после генерации ими щелчка. Если вскоре после эмиссии бабочкой акустического импульса следует звуковой стимул (щелчок или тональная посылка), то чувствительность насекомого к таким звукам оказывается на порядок выше по сравнению с чувствительностью к аналогичным сигналам, но не связанным по времени с собственной активностью насекомого. Возникает вопрос, на каком уровне, в торакальных или головных ганглиях бабочки проводится оценка коррелированности собственных и внешних сигналов?

В рамках исследования возможных функциональных связей зрительной и слуховой систем в ходе изучения ответов слуховых интернейронов проторакального ганглия (раздел 4.3.4.) параллельно проводилось тестирование препарата короткими (длительностью 10 мс) вспышками света. Однако ни в одном из таких опытов не удалось обнаружить признаки влияния зрительного входа на активность интернейронов грудных ганглиев.

В поведенческих тестах нами была выбрана простейшая методика стимуляции - подопытным совкам (*B. satura*), находившимся в закреплённом полёте, в ответ на их щелчки предъявляли короткие (порядка 3 мс) вспышки света, излучаемые светодиодом. Порядок предъявления стимулов и последующая обработка данных ничем не отличалась от принятых ранее при тестировании бабочек ретранслированными сигналами (раздел 5.2.). В качестве контроля совкам предъявляли аналогичные световые вспышки, которые следовали независимо от поведения насекомого с интервалами 90 мс (такой период повторения примерно кратен трем периодам взмаха крыльев подопытных бабочек).

Синхронная световая стимуляция вызывала у совок учащение эмиссии щелчков. Однако при внешнем сходстве ответов и гистограмм распределения при акустической и световой стимуляции наблюдались некоторые отличия.

Варианты типов ответов совок на вспышки света не составляли обособленные группы, пожалуй, только тип "*a*", представленный на рис.81, наблюдался исключительно на фоне синхронной стимуляции. В этих опытах (40% от общего числа) была также показана достоверность возрастания эмиссии на фоне стимуляции в сочетании с отсутствием значимых изменений в акустической активности при предъявлении совкам несинхронизированных стимулов. По сравнению с ретрансляцией эхоподобных сигналов, при её зрительном аналоге акустическая активность бабочек быстро затухала в последействии до уровня предшествовавшей фоновой активности (интервал времени 1.4-2.8 с). Латентный период реакций, т.е. интервал времени от начала стимуляции до первого существенного возрастания акустической активности, составлял в среднем 110 мс. Эта величина примерно соответствует оценке, полученной ранее при исследовании двигательных реакций совок на выключение света (см. раздел 6.2.).

Динамика изменения эмиссии щелчков по типу "*б*" на рис.81 могла наблюдаться при обоих вариантах стимуляции: синхронном с собственными щелчками бабочки, либо активируемой от независимого генератора. Для такого типа ответа характерно постепенное нарастание активности на фоне стимуляции и в течение нескольких секунд в последействии.

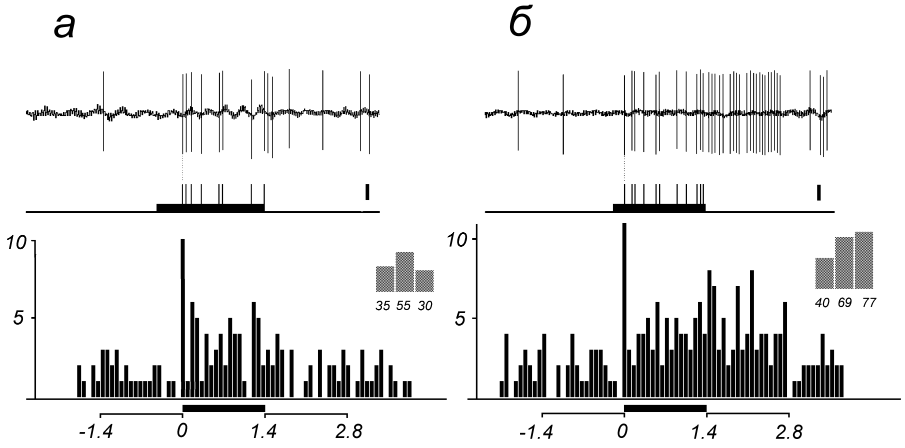


Рис.81. Основные типы реакций совок *B. satura* на стимуляцию короткими световыми вспышками, синхронными с собственными щелчками бабочек: ***а*** – увеличение темпа эмиссии щелчков на фоне действия стимулов, ***б*** – постепенное нарастание эмиссии, продолжавшееся и после окончания стимуляции. Вверху приведены примеры реакций, в нижней части рисунка – гистограммы распределения щелчков. Обозначения соответствуют рис.53 и рис.54 в разделе 5.2.

Отсутствие существенных вариаций средней частоты акустической эмиссии могло наблюдаться при действии обоих вариантов зрительной стимуляции, однако после первых же световых вспышек структура распределения щелчков подопытных совок становилась более упорядоченной, с характерным чередованием минимумов и максимумов на распределении. Это указывает на то, что короткие световые стимулы, в свою очередь, выступали в качестве синхронизирующего фактора по отношению к акустической эмиссии.

В итоге можно отметить большую "смазанность" эффекта учащения щелчков при "синхронной" зрительной стимуляции по сравнению с ретрансляцией эхоподобных стимулов, наличие промежуточных вариантов, при которых подопытные бабочки реагировали на вспышки света независимо от степени их синхронности с собственной эмиссией насекомого. **Эти наблюдения указывают, с одной стороны, на способность нейронных структур церебральных ганглиев совок оперативно формировать временные связи между зрительной системой и нейронными генераторами щелчков. С другой стороны, процесс установления таких связей носит необязательный характер, т.е. оценка степени коррелированности между столь разными потоками событий у совок не является эволюционно оптимизированной функцией.**

В этой связи уместно вспомнить особенности морфологии клетки ***B*** тимпанального органа. Терминали этого нейрона ветвятся во всех грудных ганглиях, но выше проторакального ганглия не распространяются (см. рис.18). В разделе 4.7.3. было показано, что клетка ***B*** у акустически активных бабочек с высокой вероятностью выполняет роль детектора собственных щелчков. В таком случае, головные ганглии не получают непосредственно информацию о факте эмиссии щелчка. В то же время, за счет тесных морфологических связей клетки ***B*** и слухового рецептора A_1 в грудных ганглиях созданы структурные предпосылки для эффективного анализа причинных связей между генерацией щелчка в качестве отдельного события и характеристиками входных акустических сигналов. При правильном выборе амплитуды ретранслированных стимулов реакции на эхоподобные стимулы совок регистрируются вполне устойчиво, из чего можно сделать вывод, что амплитуда сигналов на входе тимпанальной системы также влияет на оценку их соответствия реальному эху.

7. ПРОТИВОСТОЯНИЕ ЭХОЛОКАЦИОННЫХ СТРАТЕГИЙ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ И НОЧНЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

Совки и летучие мыши являются первой известной науке парой хищник-жертва, в которой обе стороны используют ультразвуковую эхолокацию для ориентации в пространстве. Естественно полагать, что в процессе коэволюции двух групп трофически связанных объектов их локационные системы развивались в направлении максимально эффективного противодействия возможностям противника (Лапшин, 2002). Поскольку подавляющая часть эволюционных решений является компромиссной, то в рамках такого противостояния неизбежно должны модифицироваться параметры всех основных элементов эхолокаторов: системы генерации и излучения эхолокационных сигналов, приёмники эха и анализаторы данных.

Ещё на начальных этапах постановки проблемы акустического взаимодействия хищников и жертв некоторые из возможных путей сопряжённой эволюции их лоцирующих систем можно предсказать по аналогии с хорошо известными процессами, протекающими в зрительной сфере, например, с развитием различных форм покровительственной окраски, имитационным позированием или преувеличением размеров и так далее. Однако по отношению к эхолокационным системам аналогичные тенденции не всегда являются очевидными.

7.1. Обнаружение звуков, издаваемых другими животными

При эхолокации акустические волны проходят путь, равный удвоенному расстоянию от лоцирующего животного до источника эха, причём большая часть энергии сигнала теряется в процессе отражения за счёт пространственного рассеяния акустических волн. При прямом восприятии чужих эхолокационных сигналов волны проходят путь от излучателя к приемнику один раз и, как правило, без этапа отражения от каких-либо предметов. Из-за значительно более низких энергетических потерь расстояние прямой связи в несколько раз превышает дальность локационной чувствительности (при фиксированном уровне сигнала на входе приёмника). Эта закономерность составляет физическую основу эффективности раннего обнаружения лоцирующих объектов по их акустическим сигналам. Однако чужие сигналы в общем случае появляются в непредсказуемое время, тогда как момент прихода эха от собственного зондирующего импульса животное может прогнозировать в пределах определённого временного интервала. Например, у совок из-за малых дальностей лоцирования эхосигналы ожидаются в период 0.5-2 мс после излучения собственного щелчка (Лапшин, 1999; Лапшин, Воронцов, 2003). У летучих мышей более сложная стратегия лоцирования: последующий зондирующий пульс излучается после восприятия эха от предыдущего (Айрапетьянц, Константинов, 1970). Такая система подразумевает пролонгацию функции расстояния до источника эха, что также способствует повышению помехоустойчивости системы.

Известно, что ночные бабочки, в том числе и совки, способны обнаружить присутствие в воздухе летучих мышей, восприняв их зондирующие сигналы. Эта сторона эхолокационного противостояния на сегодняшний день является наиболее изученной, главным образом, благодаря исследованиям Редера, Трита и группы под руководством Фулларда.

Согласно взглядам Редера и Трита, при облучении слабым ультразвуком (летучая мышь далеко) совка стремится в полёте развернуться таким образом, чтобы улететь вдаль от их источника. Амплитуда эха от бабочки при этом уменьшается, так как её крылья после маневра, независимо от фазы взмаха, ориентированы примерно ребром к падающей акустической волне (Roeder, Treat, 1961a). При средних уровнях звука совка начинает совершать непредсказуемые и резкие маневры: описывать петли и "нырять" к земле. Длительность такой реакции варьирует в пределах от 0.2 до 1 сек. Ни исследователь, ни летучая мышь не могут заранее предсказать, каким будет последующий маневр насекомого в ответ на облучение ультразвуком. При очень большой громкости бабочка обычно складывает крылья и падает на землю (подавление полёта) (Roeder, 1962; 1967b). Г. Эйджи (Agee, 1969a; 1969b) указал на большую изменчивость и быструю адаптацию реакций бабочек на ультразвук. В присутствии летучих мышей активность

бабочек хаотична в течение 2÷3 минут с начала полёта мыши, но уже через 5÷10 минут никакой разницы между полётом до нападения летучей мыши и в её присутствии не наблюдалось.

Редер и Трит полагали, что вследствие быстротечности процесса атаки у жертвы также нет времени для программирования поведения, поэтому система "рецепция плюс нервный механизм, управляющий поведением" в своем функционировании должна быть простой (Roeder, Treat, 1961a).

Следует отметить, что разделение форм реакций совок на три основных типа (отворот от источника ультразвука в слабом акустическом поле и система резких маневров, либо прекращение полёта при действии сильного сигнала) применительно к реальной обстановке выглядит весьма схематично. Например, в Подмосковье тёплыми летними вечерами плотность летучих мышей на открытых площадках может быть такой высокой, что приёмник ультразвука (bat-детектор) постоянно регистрирует их эхолокационные сигналы (собственные наблюдения автора на Звенигородской биостанции МГУ и в Приокско-Террасном заповеднике). В какую сторону должны при этом лететь бабочки совершенно непонятно, так как направление прихода зондирующих сигналов от мышей всё время меняется. Совки в своём поведении, скорее всего, игнорируют присутствие слабых ультразвуков, хотя они могут вызывать у бабочек мобилизацию системы "готовности к бегству".

Считается, что порхающая цель для летучих мышей значительно привлекательнее, чем просто падающий предмет (Schnitzler et al., 1983; Anderson, Racey, 1993; Grossetete, Moss, 1998), поэтому пассивный маневр бабочки оказывается весьма эффективным. Тем не менее, как показали последующие наблюдения, в природе летучие мыши весьма неразборчивы и пытаются схватить любой движущийся предмет малых размеров (Barclay, Brigham, 1994).

Фуллард (Fullard, 1982) предложил в качестве параметра "хищнической среды" некий "суммарный спектр", в котором интегрированы характеристики локационных сигналов всех насекомоядных летучих мышей, обитающих в данной "среде". Особенности слухового восприятия симпатрических видов бабочек могут отражать стремление обнаружить максимальное количество типов сигналов хищников. У бабочек из тех районов, где мыши особенно многочисленны и активны, наблюдается расширение воспринимаемого частотного диапазона и увеличение чувствительности тимпанальных органов (Fullard et al., 1983; Fullard, 1988).

По предложенной гипотезе можно высказать дополнительное соображение. Ранее было показано, что у летучих мышей имеет место довольно чёткая пищевая специализация (Swift, Racey, 1983; Funakoshi, Yamamoto, 1996), т.е. не все эти воздушные хищники для совок одинаково опасны. В то же время, состояние постоянного испуга или бегства может оказаться для насекомых не менее вредным, нежели незнание о близкой опасности, поэтому для успешного обитания в "хищнической среде" бабочки должны уметь различать виды мышей по специфике их эхолокационных сигналов.

Как известно, слуховые пороги совок на непрерывную последовательность пульсов повышаются с ростом частоты повторения. (Fullard et al., 2003). Такая особенность акустического восприятия в рамках защитного поведения совок может иметь адаптивный смысл: часто повторяющиеся, но малые по амплитуде сигналы следует ожидать от летучей мыши в стадии нападения на другой объект, и, следовательно, в данный момент не представляющей реальной угрозы для насекомого, находящегося на большом расстоянии от хищника.

Известны факты, указывающие на высокую привлекательность для летучих мышей как самих щелчков бабочек (Surlykke, Miller, 1985), так и ритмичных шуршащих звуков, сходных с шумами полета насекомых (Coles et al., 1989; Anderson и Racey, 1993). В этом контексте для лоцирующих совок существенное значение приобретает проблема их самообнаружения перед хищниками.

В последние годы нами было показано, что у летящих совок, издающих эхолокационные щелчки, происходят циклические перестройки области максимальной слуховой чувствительности в диапазоне частот от 40 кГц (непосредственно после момента эмиссии акустического щелчка) до 25 кГц (спустя 12÷15 мс после эмиссии), и, соответственно, обратно (Воронцов, Лапшин, 2002, см. рис.30, 31). Настройка слуховой системы на частоту 40-50 кГц необходима для согласования воспринимающей системы со спектром эха (Лапшин, Воронцов, 2000б). Однако

возникает естественный вопрос, с какой целью после эмиссии щелчка происходит сдвиг оптимума восприятия "вниз" по частоте? Возможно, что, сканируя зоной повышенной чувствительности по частотному диапазону, совки могут ещё до приближения хищника оценить уровень опасности акустического самообнаружения.

Узкополосные приемники в отличие от широкополосных обладают более высокой помехозащищенностью, поэтому сканирование по частотному диапазону зоной резонанса тимпанальной мембраны дает совкам дополнительный выигрыш в реальной слуховой чувствительности. Кроме того, насекомые, способные варьировать частоту оптимума восприятия слуховой системы, могут настраиваться на биологически важные сигналы, либо, наоборот, отстраиваться от помех (например, от призывных сигналов прямокрылых и цикад). Кроме того, сканирование дает им возможность анализировать спектры длительных звуков (последовательный частотный анализ) и, как следствие, различать видоспецифические особенности эхолокационных криков летучих мышей.

Из всего сказанного может сложиться впечатление, что эхолокация для совок - занятие неоправданно опасное. Тем не менее, влияние летучих мышей может также стимулировать развитие эхолокационных способностей у бабочек. Дело в том, что насекомые с поврежденными концами крыльев начинают заметно "шуршать" в полёте. Причин тому, по-видимому, три: нарушение процесса срыва воздушного потока с поврежденных кромок крыльев, переломы жилок и нарушение целостности крыловых ячеек. Эти дефекты акустически демаскируют насекомых перед хищниками. Повреждения крыловой поверхности также снижают маневренность насекомого. Таким образом, качество аэродинамики крыльев и их структурная целостность во многом определяют тот резерв времени, который есть у бабочки для избегания нападения летучей мыши. По-видимому, совки в природе могут повреждаться при ударах о твердые предметы, такие как хвоя и ветки. Использование эхолокации уменьшает вероятность механических повреждений крыльев, т.е. оправдано с точки зрения повышения индивидуальной безопасности при нападении хищников (Лапшин, 1999).

Целенаправленное изучение поведенческих реакций летучих мышей на щелчки совок пока не проводилось. Такое направление исследований в рамках обсуждаемой темы представляется на сегодняшний день наиболее перспективным, поскольку в общих чертах ясна методика подобной работы. Например, регистрируя ультразвуковые сигналы мышей, можно оценить их интерес к источнику синтезированных щелчков.

До сих пор считалось, что летучие мыши обнаруживают бабочек по отражённым эхосигналам или по шуму, сопровождающему полёт жертв, тогда как бабочки способны обнаружить летучую мышь только по её эхолокационным сигналам. Однако, как недавно нами было выяснено, совки (в частности, *E. paleacea* и *B. satura*) обладают очень высокой слуховой чувствительностью - пороги поведенческих реакций на ультразвук этих бабочек составляли 12÷30 дБ УЗД (см. рис.30, 31 раздела 4.3.3.). Такой чувствительности может оказаться вполне достаточно для обнаружения шумов, сопровождающих взмахи крыльев летучих мышей, т.е. эхолокационное противостояние в своих элементах становится как бы "симметричным" по акустическим признакам контрагентов. К сожалению, объективные данные по шумам полёта рукокрылых пока отсутствуют.

7.2. Снижение громкости зондирующих сигналов и общего времени акустического присутствия в воздухе

Эта тема непосредственно связана с предшествующей и логически из нее вытекает. Тенденция к снижению громкости зондирующих сигналов характерна и для совок, и для многих видов летучих мышей (Anderson, Racey, 1991; Faure et al., 1993; Faure, Barclay, 1994; Fullard, Dawson, 1997). Подобные решения, в свою очередь, приводят к существенной модификации параметров слуховой системы и стратегии эхолокационного поведения животного. Для иллюстрации можно привести пример. Снижение акустической заметности, например летучей мыши, достигается уменьшением громкости её эхолокационных сигналов. При этом амплитуда эха на входе слуховой системы животного также будет меньше, но при сохранении прежнего уровня шумов. Как следствие, снижается помехоустойчивость системы и, как следствие, дальность её действия

и надёжность. Возможны два пути компенсации негативных последствий уменьшения громкости лоцирующих сигналов. Первый путь - увеличение размеров и усложнение формы ушных раковин (Obrist et al., 1993). Такое решение, в свою очередь, влечёт за собой увеличение фронтальных габаритов животного и ухудшение его аэродинамики. Второй путь - использование информационно избыточных эхолокационных сигналов и, как следствие, усложнение механизмов обработки акустической информации в ЦНС. Как известно, в эволюции эхолокационных систем летучих мышей были реализованы оба эти принципа (Айрапетьянц, Константинов, 1970). Ушаны (Plecotus) при поиске насекомых склонны полагаться, в первую очередь, на собственный слух. Длина ушной раковины у этих животных или равна, или даже превышает длину тела (что, собственно, и определило их название).

В деле акустического маскирования собственного присутствия в воздухе также далеко продвинулись представители другого крупного семейства летучих мышей - подковоносы (Rhinolophidae): при нападении на бабочек они резко снижают амплитуду эхолокационных сигналов, либо вообще перестают их излучать, ориентируясь при этом исключительно на звуки самих насекомых (Айрапетьянц, Константинов, 1970).

Так как совки составляют существенную часть пищевого рациона летучих мышей (Миляновский, 1970; Funakoshi, Yamamoto, 1996; Anderson, Racey, 1991), влияние этих хищников на акустическое поведение бабочек должно быть очень существенным. Это влияние сказывается в первую очередь на динамике спонтанной акустической активности совок - для уменьшения риска нападения насекомым следует сокращать время своего акустического присутствия в воздухе.

На начальных этапах исследования эхолокации у совок редкость и нерегулярность эмиссии щелчков, свойственная этим бабочкам, вызывали сомнение в способности этих насекомых к лоцированию (Лапшин, 1995). Затем, в специально поставленных опытах с предъявлением совкам изображений движущихся им навстречу тёмных предметов, было показано, что эхолокационная система совок работает в тесной взаимосвязи со зрением (Лапшин, 1996; раздел 6.1.). Появление препятствий в поле зрения бабочек вызывает у них активизацию эмиссии щелчков. После обнаружения встречного предмета темп генерации щелчков поддерживается на высоком уровне всё время эхолокационного сопровождения препятствия и ещё несколько секунд после потери с ним акустического контакта (Лапшин, Воронцов, 2000б; раздел 5.2.). Так за счет координированной работы зрения и эхолокации совки сокращают время своего акустического присутствия в воздухе.

7.3. Смещение частотных спектров сигналов летучих мышей в область пониженной чувствительности слуховой системы жертв

Некоторые бульдоговые летучие мыши (например, *Tadarida teniotis*, Molossidae) используют узкополосную эхолокацию с низкой несущей частотой, 11÷13 кГц (Fullard et al., 1991). Эти хищники кормятся, главным образом (90% от общего количества), крупными тимпанатными чешуекрылыми (Rydell, Arlettaz, 1994). В данном случае мы имеем пример смещения несущей частоты эхолокатора хищника в область низкой слуховой чувствительности потенциальных жертв. Африканские летучие мыши родов Nycteridae, Megadermatidae, и некоторые Hipposideridae при собственной эхолокации используют сигналы с низкой интенсивностью и с высокочастотными компонентами, что также затрудняет их обнаружение бабочками (Fenton, Fullard, 1979). Подобным стратегиям совки могут противопоставить сканирование по частоте оптимумом слуховой системы (см. выше).

7.4. Предупредительное акустическое поведение

Медведицы (Arctiidae) - сумеречные и ночные бабочки, обладающие яркой окраской. Медведицы таксономически близки совкам, одно время их даже объединяли в одно семейство. У арктид давно известны звукоизлучающие органы - тимбалы, при помощи которых бабочки способны генерировать серии щелчков (Кузнецов, 1915; Blest et al., 1963). Представители многих видов медведиц имеют специальные железы, продуцирующие вещества (например, холинэстеразу), которые делают бабочек не то, чтобы ядовитыми, скорее, неприятными на вкус

(Rothschild et al., 1970). Отсюда становится понятным назначение яркой раскраски медведиц. Было высказано предположение, что щелчки медведиц также несут защитную функцию - бабочки предупреждают летучих мышей о своей несъедобности (Blest, 1964; Covalt-Dunning, 1968; Acharya, 1990). Использование акустической эмиссии особенно оправдано в темное время суток, когда предупреждающая расцветка крыльев бабочек плохо видна.

В целом факты подтверждают гипотезу о защитной функции щелчков: при облучении ультразвуком медведицы большинства видов (но не все) издают серии акустических импульсов. Аналогичный эффект можно получить при помощи тактильной стимуляции. Мыши, однажды попробовав щелкающую медведицу, в дальнейшем стараются избегать подобных целей (Surlykke, Miller, 1985). По сравнению с более крупными видами, меньшие по размеру медведицы чаще испускают звуки с более высокой амплитудой и темпом повторения импульсов (Fullard, Fenton, 1977). Эту закономерность авторы связывают с общим предпочтением летучими мышами мелких насекомых.

Тимбалы арктид - парные образования, расположенные на метэпистернах. Поверхность тимбала у многих видов пересекают специальные бороздки, облегчающие потерю механической устойчивости утонченной кутикулы при механической деформации. Количество таких борозд и их ориентация существенно различаются у представителей разных видов. Сокращение специальных мышц вызывает деформацию поверхности тимбала, вследствие чего возникает серия щелчков (Fullard, Heller, 1990). Форма и количество борозд на тимбале определяют частотные характеристики каждого щелчка и их количество в одной серии. Спектральные максимумы расположены в диапазоне 30÷90 кГц (Fenton, Roeder, 1974).

Акустическая активность тех или иных видов медведиц прямо не зависит от наличия у бабочки специального рельефа на поверхности тимбалов - известны, например, виды, у которых нет борозд, но которые, тем не менее, способны излучать щелчки. При ровной поверхности тимбала бабочка может издавать два щелчка на один цикл: один при деформации кутикулы, а второй - при снятии механического напряжения. Фуллард показал, что способность арктид разных видов реагировать щелчками на акустическую стимуляцию коррелирует с сезонной активностью симпатрических летучих мышей (Fullard, 1977). Способность арктид к эхолокации пока неизвестна, однако никаких принципиальных ограничений к этому нет.

У совок при очень активных маневрах в терминальной стадии нападения летучих мышей возможна генерация нескольких щелчков, в первую очередь, за счет каскада разрывов зон сцепления крыльев с телом. Особенно сильно этот эффект должен проявляться при механическом захвате бабочки хищником. Нельзя исключить, что такие звуки, называемые также "сигналами протеста", могут вызвать у хищника либо испуг, либо кратковременное замешательство, достаточное для выполнения бабочкой спасительного манёвра.

7.5. Мимикрия

Мимикрия - подражательное сходство незащищённых животных с защищёнными или несъедобными (бейтсовская мимикрия). Это явление широко распространено в зрительной сфере. Подражание в смысле защиты от хищников эффективно в том случае, когда имитаторы (например, совки) обитают в тех же биотопах и активны в то же время, что и модели (например, медведицы, которые защищены специальными веществами, отпугивающими хищников). Акустическая мимикрия очень маловероятна у тех видов совок, на которых был получен основной массив наших данных, так как медведицы, предупреждающие летучих мышей щелчками о своей несъедобности, например, *A. caja* (Surlykke, Miller, 1985), в средней полосе России активны в июле - начале августа, а пики лёта большинства использованных нами видов совок приходятся на вторую половину августа и сентябрь. Кроме того, есть факт, который трудно объяснить с точки зрения защитного поведения - увеличение средней частоты эмиссии щелчков, стабильно наблюдавшееся у совок после потери акустического контакта со стимулирующей аппаратурой (т.е. без стимуляции).

В целом, возможность мимикрии у ночных чешуекрылых отрицать нельзя, но конкретные примеры пока ещё неизвестны.

7.6. Постановка акустических помех

Фуллард с соавторами выдвинул идею о том, что щелчки некоторых видов медведиц могут действовать как помеха эхолокационной системе летучих мышей (Fullard et al., 1979). В качестве обоснования своей гипотезы авторы указали на определенное сходство спектрально-динамических характеристик щелчков медведиц с сигналами летучих мышей в терминальной стадии нападения. Были проведены теоретические расчеты (Miller, 1983; Surlykke, Miller, 1985), основанные на представлениях о принципах обработки эхолокационной информации в слуховой системе мышей (Simmons, 1980; Simmons, Stein, 1980), которые не подтвердили эффективность защиты бабочек при помощи акустических помех.

Ли Миллер высказал также идею, что парные щелчки медведиц могли бы служить для имитации пары сигналов эмиссия - эхо и вызывать отклики нервной активности в мозге летучей мыши, соответствующие фиктивной цели (Miller, 1983). Последовавшие затем исследования способности приученных летучих мышей дискриминировать цель на фоне искусственных щелчков в одном случае дали отрицательный результат (Surlykke, Miller, 1985), в другом - показали незначительное ухудшение дискриминации цели по дальности (Miller, 1991).

Фуллардом были сформулированы основные принципы выбора стратегии акустической активности бабочек при нападении на них летучих мышей: если звуки отпугивающие (например, насекомое ядовитое или неприятное на вкус), то бабочка должна излучать их как можно быстрее после обнаружения мыши, чтобы хищник имел достаточно времени для анализа и интерпретации этих звуков. Однако, если звуки бабочки дезориентируют мышь, они должны испускаться на поздней стадии нападения, не оставляя мыши времени для их анализа (Fullard et al., 1994).

В природе идея постановки акустических помех реализовали медведицы *Cycnia tenera*. Эти бабочки способны генерировать плотную пачку щелчков с амплитудой порядка 100 дБ УЗД, т.е. в 30 раз более громкими, по сравнению со щелчками совок. Щелчки медведицы издают в терминальной стадии нападения летучей мыши, после чего хищник прекращает атаку и резко отворачивает в сторону (Fullard et al., 1994). По мнению Фулларда медведицы *C. tenera* идентифицируют специфический ритм повторения акустических пульсов нападающей летучей мыши как характерный признак её близости и в последний момент своими щелчками нарушать нормальную работу сонара хищника (Fullard, 1984).

В связи со всем сказанным следует более четко разграничить различные формы акустического взаимодействия бабочек и летучих мышей. Если придерживаться классификации, предложенной самим Фуллардом с соавторами (Fullard et al., 1994), то щелчки насекомых могут выступать: 1) как сигналы, предупреждающие мышь о несъедобности жертвы, 2) как помехи их локатору, 3) как эхо от несуществующих предметов (ложные цели) и 4) как просто звуки, способные отпугнуть хищника. В работах, посвященных проблемам постановки бабочками помех, как правило, отсутствуют такие разграничения, что создает постоянную неопределенность при интерпретации результатов.

В приведенных выше источниках наиболее неоднозначно используется термин "помеха" (jamming). Это понятие можно понимать в широком смысле, т.е. все то, что мешает жить, а можно и в узком: помехи - это акустические сигналы, нарушающие правильную работу локатора. Именно в таком, "узком" смысле использовали термин "помеха" Сюрликк и Миллер, судя по тем методам (корреляционный анализ), которые они применяли для оценки эффективности действия щелчков медведиц на сонар летучих мышей (Surlykke, Miller, 1985). Выделение сигнала из шума требует времени, а при его дефиците, связанном, например, с быстрым полётом, в ЦНС мыши на фоне помех возможен срыв пространственного сопровождения цели. Поэтому щелчки медведиц *C. tenera* в принципе могут быть средством подавления работы локатора.

Фуллард с соавторами, обсуждая механизм действия щелчков медведиц *C. tenera*, не проводят четкой грани между вариантами 2-4. Они предполагают, что бабочка за счет непрерывного треска периодически попадает отдельными импульсами в те временные окна, когда мышь ожидает эхо от собственных сигналов - так, по их мнению, можно создать впечатление о присутствии в пространстве ложных целей (Fullard et al., 1994). Однако говорить

об имитации медведицами ложных целей пока еще нет оснований. Отличить эхо от некоррелированного шума может даже человек: субъективная разница между сигналами примерно такая же, как между гулкой и шумной комнатами.

Вопрос о способности бабочек создавать активные помехи летучим мышам правомерно ставить после подробного анализа помехозащищённости сонара хищников. Есть основание считать, что летучие мыши очень эффективно могут отстраиваться от помех различного происхождения. Известно, что эти животные обитают большими колониями в пещерах и других замкнутых пространствах, зашумлённых громкими криками других особей и дополнительно усиленных реверберацией (Roeder, Fenton, 1973). Все эти звуки, выступающие как помехи, имеют практически одинаковые акустические параметры, т.е. их фильтрация по частотным и временным признакам чрезвычайно затруднена. Тем не менее, летучие мыши в такой какофонии практически не сталкиваются со стенами и друг с другом, из чего прямо следует, что устойчивость их сонара к мешающим сигналам очень высока. По-видимому, формулировка задачи о постановке бабочками помех сильно опередила интерес к помехозащищенности локатора мышей, так как адекватные данные по этой теме стали появляться сравнительно недавно (например, Masters, Raver, 1996).

У совок генерация эхолокационного щелчка возможна только при определенной ориентации крыльев относительно тела насекомого (раздел 3.1.3.). При интенсивной эмиссии в определённых условиях бабочки щёлкают с частотой маховых движений, т.е. 30÷40 раз в секунду. Такие сигналы никаким образом не могут служить в качестве помех локатору летучих мышей (Surlykke, Miller, 1985). Скорее наоборот, они будут выступать для хищников в качестве "звонка к обеду". По-видимому, совки догадываются об опасности акустического самообнаружения: внешние ультразвуки, несинхронизированные с собственными щелчками бабочек вызывают у них подавление спонтанной акустической эмиссии (Лапшин, Воронцов, 2000а).

7.7. Имитация ложных целей

Имитация ложных целей является одним из частных случаев постановки помех. В отличие от сплошной помехи, которая "забивает" воспринимающую систему хищника, при имитации ложной цели мешающие сигналы формируются таким образом, чтобы у контрагента возникало ощущение присутствия в воздухе материального предмета: либо очень аппетитной цели, либо чего-то пугающего. Помехи типа ложных целей более эффективно подавляют нормальную работу локатора по сравнению со звуками, не связанными с зондирующими сигналами (Masters, Raver, 1996), причём наиболее значимы в этом смысле мешающие сигналы, непосредственно (в пределах временного окна шириной 1.5 мс) предшествующие эхо (Miller, 1991). Близкие по смыслу оценки были получены в электрофизиологических экспериментах при отведении активности от латеральной петли (lemniscus lateralis), входящей в центральный слуховой путь ЦНС летучих мышей (Tougaard et al., 1998).

Следует обратить внимание, что полноценная имитация ложной цели - довольно сложная задача. Если бабочка после восприятия зондирующего сигнала от мыши будет быстро отвечать ей собственным щелчком, то она сможет сформировать для хищника некое подобие цели, но с большим кажущимся расстоянием относительно насекомого (за счёт добавления к временной задержке латентного периода собственного ответа). Летучая мышь в первую очередь будет обрабатывать более "близкий" источник эха, поэтому такая имитация ложной цели бессмысленна. Другой вариант - сформировать ложное эхо с упреждением перед последующим зондирующим пульсом в серии. Эта задача осложняется тем, что интервалы между отдельными пульсами, испускаемыми мышью, варьируют и зависят от многих факторов. Для определения тенденции измерения периода следования пульсов необходимо проводить довольно сложные вычисления в малые сроки, исчисляемые десятками миллисекунд. Кроме того, акустические пульсы мышей, как правило, имеют определённую структуру, анализ которой в варианте отражённого сигнала позволяет дискриминировать насекомое на фоне растительности. Пока у бабочек неизвестны механизмы для имитации сигналов такого рода.

Возможно также формирование определённого типа ложных целей, которое не требует синхронизации прямых и ответных сигналов, например, акустическая имитация летящей навстречу летучей мыши другой особи. Поскольку многие виды летучих мышей живут колониями, у них

должны быть свои правила "дорожного движения" для предотвращения столкновений животных в воздухе. Вероятность столкновения двух хищников резко возрастает около входа в общее жилище и на встречных курсах при подлете к жертве, поэтому допустимо предположить, что бабочки *C. tenera* своими щелчками имитируют летящую навстречу мыши её алчущую соплеменницу (своеобразная форма мимикрии). В таком контексте речь должна идти уже не о нарушении работы локатора хищника при действии помех, как это считает Фуллард, а об имитации опасной, но повторяющейся поведенческой ситуации, к которой у летучих мышей не выработано привыкание.

7.8. Модификация эхолокационных сигналов с целью искажения представления о свойствах их источника

Ещё на ранних этапах исследования акустического поведения совок было обнаружено, что в своей спонтанной активности они тяготеют к ритмам эмиссии с периодами, кратными целому числу периодов взмаха крыльями. Другими словами, за время между двумя щелчками бабочка совершает два-три взмаха, явно избегая режима один щелчок на взмах (см. рис.5, 6; раздел 3.1.4.). Уменьшение средней частоты повторения зондирующих щелчков приводит к снижению эффективности эхолокации, поэтому эффект "кратного деления" должен иметь какой-то вполне определенный биологический смысл.

Имеются наблюдения, что мелкие бабочки в большей степени подвергаются риску атаки со стороны летучих мышей (Fullard, 1977). В свою очередь, у меньших по размерам совок в среднем выше частота крыловых взмахов. Летучая мышь может оценить частоту маховых движений бабочки по характерному рисунку амплитудной модуляции эха от собственных зондирующих криков, либо воспринимая ритмичные шумы полёта насекомого. Наиболее сильные поведенческие ответы у летучих мышей зарегистрированы при предъявлении им насекомых-приманок, машущих крыльями с частотой 40-60 $с^{-1}$ (Schnitzler et al., 1983) - типичный диапазон частоты маховых движений мелких совок. Соответственно, большие по размерам насекомые реже машут крыльями (естественно, в рамках морфологически подобных групп). Редкие, но ритмичные щелчки, следующие на два - три взмаха крыльями, могут создать у летучей мыши впечатление присутствия какого-то крупного и, следовательно, сильного насекомого. Приёмы "преувеличения размеров" очень распространены среди представителей позвоночных. В этом плане имитация бабочками большого животного может оказаться вполне адекватной адресатам демонстрации - мелким видам летучих мышей, предпочитающим не нападать на крупную добычу (Fullard, 1977; Funakoshi, Yamamoto, 1996).

Всё выше сказанное относится к ритмичной эмиссии щелчков, однако значительно чаще у совок при спонтанной акустической активности наблюдается режим, при котором коэффициент кратности существенно варьирует от интервала к интервалу. В таких случаях серии эхолокационных щелчков бабочек уже могут не ассоциироваться с какими - либо ритмичными процессами, прежде всего, с маховыми движениями крыльев. Редко повторяющиеся щелчки совок в ультразвуковом диапазоне трудно отличить от коротких акустических всплесков абиотического происхождения, например, от падения капель воды с листьев.

Тенденции в формировании различных аспектов эхолокационного противостояния хищников и их жертв могут быть реализованы в рамках любых дистантных локационных систем (эхолокация, электрорецепция или, даже, радиолокация), обладатели которых находятся во взаимном противостоянии. Например, имеются данные, что некоторые сельдевые рыбы способны воспринимать ультразвуки (Mann et al., 1997). Возможно, эти наблюдения инициируют серию работ, аналогичную по теме взаимодействию бабочек и летучих мышей, но только в "водном" варианте речь, скорее всего, пойдёт о противодействии рыб и дельфинов. В этом же контексте может также оказаться перспективным исследование электрического взаимодействия хищников и жертв среди электролоцирующих рыб.

8. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе пятнадцатилетней работы нами впервые экспериментально было показано, что ночные бабочки - совки способны ориентироваться в пространстве при помощи эхолокации. Это первый пример такого рода среди представителей беспозвоночных. Столь существенное расширение круга лоцирующих животных выводит эхолокацию в ранг общебиологических явлений и указывает на общие закономерности её развития у представителей самых разных таксонов.

В своё время Д. Гриффин (Griffin) в многочисленных экспериментах продемонстрировал, что идущий человек способен воспринимать и анализировать эхо от звуков собственных шагов (Гриффин, 1961). На основании этих данных можно сделать вывод, что по крайней мере у млекопитающих возможности неспециализированной слуховой системы не препятствуют развитию эхолокации. Тем не менее, из большого числа видов, ведущих ночной или скрытный образ жизни, известные на сегодняшний день примеры лоцирующих животных образуют сравнительно малочисленную группу. Те виды, у которых обнаружена способность к эхолокации, характеризуются прежде всего высокой двигательной активностью, не ограниченной постоянным контактом с поверхностью земли (Константинов и др., 1980). Летучих мышей, дельфинов, стрижей -саланганов, бабочек - совок отличает быстрое и маневренное движение.

Предпосылками для развития у животных эхолокационных систем являются насыщенная препятствиями трёхмерная среда локомоции в сочетании с активностью в темное время суток, либо в средах с низкой прозрачностью.

Одна из причин, способствующая ограничению масштабов использования эхолокации, - это самообнаружение лоцирующего животного как перед хищниками, так и перед потенциальными жертвами. По отношению к совкам проблема самообнаружения имеет свой специфический аспект: **одновременное присутствие в воздухе лоцирующих хищников - летучих мышей и их потенциальных жертв - бабочек неизбежно должно привести к противостоянию эхолокационных стратегий этих животных** (см. раздел 7). Давлением летучих мышей можно также объяснить сохранение у совок ведущей роли зрительного канала, несмотря на способность этих животных к эхолокации.

Совки - самое богатое видами семейство чешуекрылых, которое включает более 20 тысяч видов. По-видимому, эти бабочки сумели развить эффективные алгоритмы совместного использования зрения и эхолокатора, что способствует их процветанию, несмотря на большие потери от хищничества летучих мышей.

9. БИБЛИОГРАФИЯ

Айрапетьянц Э.Ш., Константинов А.И. (1970) Эхолокация в природе. Л.: Наука, 379с.

Антакова Н.В., Калинина А.В., Леньшина Л.К., Малахов А.Н., Руссина Е.А., Рябоконь В.П., Ульянов М.Ю., Чудинович Б.М. (1965) Частотные характеристики и абсолютные пороги чувствительности фоторецепторов некоторых насекомых. В сборнике: "Бионика", М., "Наука", с.100-106.

Атлас океанов (1977). Атлантический и Индийский океаны. М: Главное управление навигации и океанографии Мин. Обор. СССР, 306 с.

Бродский А.К. (1988) Механика полёта насекомых и эволюция их крылового аппарата. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 208 с.

Воронцов Д.Д., Лапшин Д.Д. Частотная перестройка слуховой системы акустически активных бабочек-совок (Noctuidae, Lepidoptera). // ДАН. 2002. Т.386. №3. С.415-417.

Горб С.Н. (1989) Функциональная морфология системы "арретира" у стрекоз // Вестн. зоологии. №5. С.62-67.

Горностаев Г.Н. (1984) Введение в этологию насекомых-фотоксенов. Тр.ВЭО; Т.66, Л.: Наука, с.101-167.

Гриффин Д.Р. (1961) Эхо в жизни людей и животных. (Перевод: D.R. Griffin. Echoes of bats and men). М.:Гос. издат. физ-мат.лит. 108 с.

Жантиев Р.Д., Корсуновская О.С. (1997) Подавление импульсной активности рецепторов тимпанального органа кузнечиков (Orthoptera, Tettigoniidae) // Сенсорные системы. Т.11, №2, С.118-127.

Жантиев Р.Д., Лапшин Д.Н., Фёдорова М.В. (1993) Эмиссия и восприятие ультразвуков у совок // Зоол. журн. Т.72, №3, С.76-85.

Жантиев Р.Д. Фёдорова М.В. (1988) Реакция чешуекрылых (Lepidoptera) на ультразвуковые сигналы // Зоол. Журн. Т.67. №7. С.995-1001.

Ильинский О.Б. (1966) Электрофизиология механорецепторных элементов. В сборнике: Первичные процессы в рецепторных элементах органов чувств. М.-Л.:"Наука". С.154-171.

Ильинский О.Б. (1967) Вопросы физиологии сенсорных систем. Механорецепторы. Л.: Наука, 82 с.

Константинов А.И., Соколов В.А., Быков К.А. (1980) Основы сравнительной физиологии сенсорных систем. Л.: Издательство Ленинградского ун-та. 247 с.

Кузнецов Н.Я. (1915) Насекомые чешуекрылые. Фауна России и сопредельных стран. Петроград, I,1, 336 с.

Лапшин Д.Н. (1994) Физические аспекты восприятия акустических импульсов у совок (Noctuidae) // Сенсорные системы. Т.8. №2. С.40-49.

Лапшин Д.Н. (1995) Эхолокационная ориентация совок (Noctuidae: *Amphipyra perflua*) // Сенсорные системы. Т.9. №4. С.77-84.

Лапшин Д.Н. (1996) Влияние зрительных стимулов на динамику акустической эмиссии совок (*Amphipyra perflua* : Noctuidae) // Сенсорные системы. Т.10. №3. С.79-87.

Лапшин Д.Н. (1999) Эхолокационная система ночных бабочек // Энтомологическое обозрение. Т.78. №1. С.22-39.

Лапшин Д.Н. (2000) Ультразвуковая эхолокация ночных бабочек / "Российская наука: грани творчества на грани веков" Сб. научно-популярных статей. Под редакцией академика В.П. Скулачёва. М.: Научный мир. С.252-260.

Лапшин Д.Н. (2002) Противостояние эхолокационных стратегий летучих мышей и ночных чешуекрылых // Plecotus et al. pars spec. С.110.

Лапшин Д.Н. (2005) Особенности восприятия совками (Noctuidae, Lepidoptera) непрерывной последовательности коротких акустических щелчков // Сенсорные системы. Т.19. №2. С. 132-137.

Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. (1999) Чувствительность к звуку шелкопрядов *Bombyx mori* (Bombycidae, Lepidoptera) // Сенсорные системы. Т.13. №4. С.317-329.

Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. (2000а) Реакции ночных бабочек-совок (Lepidoptera, Noctuidae) на ретранслированные эхо-сигналы // Сенсорные системы. Т.14. №2. С.156-166.

Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. (2000б) Ультразвуковая эмиссия совок (Lepidoptera, Noctuidae): основные параметры и возможные механизмы их генерации // Зоол. журн. Т.79. №10. С.1189-1202.

Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. (2000в) Частотная настройка слуховой системы совок (Lepidoptera, Noctuidae) // Сенсорные системы. Т.14. №4. С.304-313.

Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. (2003а) Чувствительность совок *Enargia paleacea* Esp. (Lepidoptera, Noctuidae) к эхоподобным стимулам // ДАН. Т.390. №4. С.565-567.

Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. Частотная перестройка тимпанальных органов совок (Noctuidae, Lepidoptera) // Сенсорные системы. 2003б. Т.17. №3. С.223-230.

Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. (2004) Процессы захвата и сопровождения акустического сигнала слуховой системой совок (Noctuidae, Lepidoptera) // Сенсорные системы. Т.18. №3. С.265-272.

Лапшин Д.Н., Воронцов Д.Д. (2005) Ретрансляция эхоподобных сигналов: метод и результаты исследований на ночных чешуекрылых (Insecta) // Журн. общей биологии. Т.66. №1. С.75-89.

Лапшин Д.Н., Фёдорова Д.Н. (1996) Реакции тимпанальных органов совок (*Amphipyra perflua*: Noctuidae) на импульсные ультразвуковые сигналы // Сенсорные системы. Т.10, №1. С.5-17.

Лапшин Д.Н., Фёдорова М.В. (2000) Функции *B*-клетки тимпанальных органов ночных бабочек (Lepidoptera, Noctuoidea) // Сенсорные системы. Т.14. №2. С.148-155.

Лапшин Д.Н., Фёдорова М.В., Жантиев Р.Д. (1993) Эхолокация у совок (Lepidoptera, Noctuidae) // Зоол. журн. Т.72. №9. С.93-105.

Лепендин Д.Ф. (1978) Акустика. М.:"Высшая школа". 448 с.

Мазохин-Поршняков Г.А. (1965) Зрение насекомых. М.:Наука, 263с.

Матюшкин Д.П. (1969) Некоторые характеристики входа слуховой системы летучей мыши (о торможении кохлеарных нейронов сильными адекватными стимулами) // Биологические науки. №3, С.28-32.

Миляновский Е.С. (1970) Учет бабочек, уничтожаемых летучими мышами над водоемами // Труды Сухумской опытной станции эфиромасличных культур. Сухуми. №9, С.111-114.

Монастырский А.Л., Горбатовский В.В. (1991) Массовое разведение насекомых для биологической защиты растений. М.: Агропромиздат. 240с.

Поляновкий А.Д., Алексеева Т.М. (2001) Механотрансдукция у беспозвоночных, молекулярные механизмы и ультраструктурные корреляты // Сенсорные системы. Т.15. №2. С.155-166.

Супин А.Я., Попов В.В. (1985) Циклы восстановления вызванных потенциалов ствола мозга дельфина при парных акустических раздражениях // ДАН Т.283, №3, С.740-743.

Acharya L. (1990) What information do feeding buzzes provide about bat foraging behaviour? // Masters Abstracts International, V.31. №1. P.235

Acharya L. (1995) Bats and moths: acoustic-based predator-prey interactions (*Lasiurus cinereus*, *Lasiurus borealis*, *Hypoprepia fucosa*, *Halysidota tessellaris*) Dissertation Abstracts International, V. 57-01, B, p.64

Adams W.B. (1971) Intensity characteristics of the noctuid acoustic receptor // J. Gen. Physiol. V.58, P.562-579.

Adams W.B. (1972) Mechanical tuning of the acoustic receptor of *Prodenia eridania* (Cramer) (Noctuidae) // J. Exp. Biol. V.57 P.297-304.

Agee H.R. (1967) Response of the acoustic sense cell of the bollworm and tobacco budworm to ultrasound // J. Econ. Entomol. V.60. №2. P.366-369.

Agee H.R. (1969a) Response of flying bollworm moths and other tympanate moths to pulsed ultrasound // Ann. Entomol. Soc. Amer. V.62. №4. P.801-807.

Agee H.R. (1969b) Response of Heliothis spp. (Lepidoptera: Noctuidae) to ultrasound when resting, feeding, courting, mating, or ovipositing // Ann. Entomol. Soc. Amer. V.62. №5. P.1122-1128.

Agee H.R. (1971a) Ultrasound produced by wings of adults of *Heliothis zea* // J. Insect. Physiol. V.17, №7. P.1267-1273.

Agee H.R. (1971b) Flicker fusion frequency of the compound eye of *Heliothis zea* // Ann. Entomol. Soc. Amer. V.64. №4, P.942-945.

Alonso N., Coro F. (1984) Interneuronas auditivas toracicas en *Empyreuma pugione* (Lepidoptera: Ctenuchidae) // Cienc. Biol. V.11. P.3-15.

Alonso N., Coro F. (1986) Thoracic auditory interneuron with binaural summation by inhibition in a noctuid moth // Naturwissenschaften. Bd.73. S.40-41.

Anderson M.E., Racey P.A. (1991) Feeding behaviour of captive brown long-eared bats, *Plecotus auritus* // Anim. Behav. V.42. P.489-493.

Anderson M.E., Racey P.A. (1993) Discrimination between fluttering and non-fluttering moths by brown long-eared bats, *Plecotus auritus* // Anim. Behav. V.46. P.1151-1155.

Barclay R.M.R., Brigham R.M. (1994) Constraints on optimal foraging: A field test of prey discrimination by echolocating insectivorous bats // Animal Behav. V.48. P.1013-1021

Bartholomew G.A., Hainrich B. (1973) A field study of flight temperatures in moths in relation to body weight and wing loading // J. Exp. Biol. V.58. P.123-135.

Blest A.D. (1964) Protective display and sound production in some New-World Arctiid and Ctenuchid moths // Zoologica. V.49. №3. P.161-181.

Blest A.D., Collett T.S., Pye J.D. (1963) The generation of ultrasonic signals by a new world arctiid moths // Proc. R. Soc. London, Ser.B V.158. P.196-207.

Boyan G.S., Fullard J.H. (1986) Interneurones responding to sound in the tobacco budworm moth *Heliothis virescens* (Noctuidae): morfological and physiological characteristics // J. Comp. Physiol. V.158. P.391-404.

Callahan P.S., Carlysle T.C. (1972) Comparison of the epaulette and micronodules on the tympanic membrane of the corn earworm moth with those of the cabbage looper // Ann. Entomol. Soc. Amer. V.65. №4. P.918-925.

Coles R.B., Guppy A., Anderson M.E., Schlegel P. (1989) Frequency sensitivity and directional hearing in the gleaning bat *Plecotus auritus* (Linnaeus 1758) // J. Comp. Physiol. V.165. P.269-280.

Coro F., Alonso N. (1989) Cell responses to acoustic stimuli in the pterothoracic ganglion of two noctuid moths // J. Comp. Physiol. V.165. P.253-268.

Coro F., Mojena O., Alonso N., Castellanos O. (1986) Direccionalidad horizontal del organo timpanico en dos especies de lepidopteros // Cienc. biol. №16. P.31-38.

Coro F., Perez M. (1983) Peripheral interaction in the tympanic organ of a moth // Naturwissenschaften. Bd.70. S.99-100.

Covalt-Dunning D.C. (1968) Warning sounds of moths // Z. für Tierpsychol. Bd.25. №2. S.129-138.

Eggers F. (1919) Das thoracale bitympanale Organ einer Gruppe der Lepidoptera, Heterocera // Zool. Jb. (Anat.). Bd.41. S.273-376.

Faure P.A., Barclay R.M. (1994) Substrate-gleaning versus aerial-hawking: plasticity in the foraging and echolocation behaviour of the long-eared bat, *Myotis evotis* // J. Comp. Physiol. V.174. №5. P.651-660.

Faure P.A., Fullard J.H., Dawson J.W. (1993) The gleaning attacks of the northern long-eared bat, *Myotis septentrionalis*, are relatively inaudible to moths // J. Exp. Biol. V.178. P.173-189.

Fenton M.B., Fullard J.H. (1979) The influence of moth hearing on bat echolocation strategies // J. Comp. Physiol. V.132. P.77-86.

Fenton M.B., Roeder K.D. (1974) The microtymbals of some arctiidae // J. Lepidopt. Soc. V.28. №3. P.205-211.

Fullard J.H. (1977) Phenology of sound producing Arctiid moths and the activity of insectivorous bats // Nature. V.267. №5606. P.42-43.

Fullard J.H. (1982) Echolocation assemblages and their effects on moth auditory systems // Canad. J. Zool. V.60. P.2572-2576.

Fullard J.H. (1984) Listening for bats: pulse repetition rate as a cue for a defensive behavior in *Cycnia tenera* (Lepidoptera: Arctiidae) // J. Comp. Physiol. V.154. P.249-252.

Fullard J.H. (1988) The tuning of moth ears // Experientia. V.44. №5. P.423-428.

Fullard J.H. (2001) Auditory sensitivity of Hawaiian moths (Lepidoptera: Noctuidae) and selective predation by the Hawaiian hoary bat (Chiroptera: *Lasiurus cinereus semotus*) // Proc. Roy. Soc. London. B. 2001. V.268. №1474. P.1375-1380.

Fullard J.H., Dawson J.W. (1997) The echolocation calls of the spotted bat *Euderma maculatum* are relatively inaudible to moths // J. Exp. Biol. V.200. №1. P.129-137.

Fullard J.H., Dawson J.W., Jacobs D.S. (2003) Auditory encoding during the last moment of a moth's life. // J. Exp. Biol. V.206. P.281-294.

Fullard J.H., Dawson J.W., Otero L.D., Surlykke A. (1997) Bat-deafness in day-flying moths (Lepidoptera, Notodontidae, Dioptinae) // J. Comp. Physiol. A. V.181. №5. P.477-483

Fullard J.H., Fenton M.B. (1977) Acoustic and behavioral analyses of the sound produced by some species of Nearctic Arctiidae (Lepidoptera) // Canad. J. Zool. V.55. №8. P.1213-1224.

Fullard J.H., Fenton M.B., Furlonger C.L. (1983) Sensory relationships of moths and bats sampled from two Nearctic sites // Canad. J. Zool. V.61. P.1752-1757.

Fullard J.H., Fenton M.B., Simmons J.A. (1979) Jamming bat echolocation: the clicks of Arctiid moths // Canad. J. Zool. V.57. P.674-679.

Fullard J.H., Forrest E., Surlykke A. (1998) Intensity responses of the single auditory receptor of notodontid moths: A test of the peripheral interaction hypothesis in moth ears // J. Exp. Biol. V.201. №24. P.3419-3424.

Fullard J.H., Heller B. (1990) Functional organization of the arctiid moth tymbal (Insecta, Lepidoptera) // J. Morphol. V.204. P.57-65.

Fullard J.H., Koehler C., Surlykke A., Mckenzie N.L. (1991). Echolocation ecology and flight morphology of insectivorous bats (Chiroptera) in south-western Australia // Austral. J. Zool. V.39, P.427-438.

Fullard J.H., Simmons J.A., Saillant P.A. (1994) Jamming bat echolocation: the dogbane tiger moth *Cycnia tenera* times its clicks to the terminal attack calls of the big brown bat *Eptesicus fuscus* // J. Exp. Biol. V.194. P.285-298.

Funakoshi S., Yamamoto T. (1996) Moths, containing several species of *Amphipyra*, eaten by different bats at two sites // Trans. Entomol. Soc. Japan. V.47. №3. P.201-208.

Fyodorova M.V., Zhantiev R.D. (1994) Emission of ultrasonic clicks in some families of moths // 9th International meeting on insect sound and vibration, Austria. Seggau. P.27.

Ghiradella H. (1971) Fine structure of the noctuid moth ear. I. The transducer area and connection to the tympanic membrane in *Feltia subgothica* (Haworth) // J. Morphol. V.134. №1. P.21-45.

Grinnell A.D., Griffin D.R. (1958) Sensitivity of echolocation in bats // Biol. Bull. V.114. №1. P.10-22.

Grossette A., Moss C.F. (1998) Target flutter rate discrimination by bats using frequency-modulated sonar sounds: Behavior and signal processirig models // J. Acoust. Soc. Am. V.103. №4. P.2167-2176.

Haskell P.T., Belton P. (1956) Electrical responses in certain lepidopterous tympanic organs // Nature. V.177. P.139-140.

Hinton H.E. (1955) Sound producing organs in the Lepidoptera Proc. Roy. Entomol. Soc. London. V.20. №2/3. P.5-6.

Kay R.E. (1969) Acoustic signalling and its possible relationship to assembling and navigation in the moth, *Heliothis zea* 1 // J. Insect. Physiol. V.15. P.989-1001.

Kuijten P.J. (1974) On the occurrence of a hitherto unknown wing-thorax coupling mechanism in Lepidoptera // Netherlands J. Zoology. V.24. №3. P.317-322.

Lechtenberg R. (1971) Acoustic response of the *B* cell in noctuid moths // J. Insect. Physiol. V.17. P.2395-2408.

Madsen B.M., Miller L.A. (1987) Auditory input to motor neurons of the dorsal longitudinal flight muscles in a noctuid moth (*Barathra brassicae* L.) // J. Comp. Physiol. V.160. P.23-31.

Mann D., Lu Z., Popper A.N. (1997) A clupeid fish can detect ultrasound // Nature. V.389. P.341.

Masters W.M., Raver K.A.S. (1996) The degradation of distance discrimination in big brown bats (*Eptesicus fuscus*) caused by different interference signals // J. Comp. Physiol. A. V.179. №5. P.703-713.

Michelsen A., Hedwig B., Elsner N. (1990) Biophysical and neurophysiological effects of respiration on sound reception in the migratory locust *Locusta migratoria* // Sensory systems and Communication in Arthropods / Edit. Gribakin and all., Basel: Birkhauaer Verlag. P.199-203.

Miller L.A. (1983) How insects detect and avoid bats // Neuroethology and behavior physiology / eds.: F.Huber and H.Markl, Berlin Heidelberg: Springer Verlag. P.251-266.

Miller L.A. (1991) Arctiid moth clicks can degrade the accuracy of range difference discrimination in echolocating big brown bats, *Eptesicus fuscus* // J. Comp. Physiol. V.168. №5. P.571-579.

Møhl B, Miller L.A. (1976) Ultrasonic clicks produced by the peacock butterfly: a possible bat-repellent mechanism // J. Exp. Biol. V.64. P.639-644.

Obrist M.K., Fenton M.B., Eger J.L., Schlegel P.A. (1993) What ears do for bats: a comparative study of pinna sound pressure transformation in chiroptera // J. Exp. Biol. V.180. P.119-152.

Paul D.H. (1973) Central projections of the tympanic fibres in noctuid moths // J. Insect. Physiol. V.19. P.1785-1792.

Payne R.S., Roeder K.D., Wallman J. (1966) Directional sensitivity of the ears of noctuid moths // J. Exp. Biol. V.44. №1. P.17-32.

Perez M., Coro F. (1985) Physiological characteristics of the tympanic organ in noctuoid moths // J. Comp. Physiol. V.156. P.689-696.

Perez M., Coro F. (1986) Effect of picrotoxin on the tympanic organ of a noctuid moth // Naturwissenschaften. Bd.73. №8. S.501-502.

Roeder K.D. (1962) The behavior of free flying moths in the presence of artificial ultrasonic pulses // Anim. Behav. V.10. №3. P.300-304.

Roeder K.D. (1964) Aspects of the noctuid tympanic nerve response having significance in the avoidance of bats // J. Insect. Physiol. V.10. P.523-546.

Roeder K.D. (1966a) Acoustic sensitivity of the noctuid tympanic organ and its range for the cries of bats // J. Insect. Physiol. V.12. P.843-859.

Roeder K.D. (1966b) Interneurons of the thoracic nerve cord activated by tympanic nerve fibres in noctuid moths // J. Insect. Physiol. V.12. P.1227-1244.

Roeder K.D. (1967a) Nerve cells and insect behavior. Cambridge, Mass: Harvard Univ. Press. 238 P.

Roeder K.D. (1967b) Turning tendency of moths exposed to ultrasound while in stationary flight // J. Insect. Physiol. V.13. P.873-888.

Roeder K.D. (1969a) Acoustic interneurons in the brain of noctuid moths // J. Insect. Physiol. V.15. P.825-838.

Roeder K.D. (1969b) Brain interneurons in noctuid moths: differential suppression by high sound intensities // J. Insect. Physiol. V.15. P.1713-1718.

Roeder K.D. (1973) Brain interneurons in noctuoid moths: binaural excitation and slow potentials // J. Insect. Physiol. V.19. P.1591-1601.

Roeder K.D. (1974) Responses of the less sensitive acoustic sense cells in the tympanic organs of some noctuid and geometrid moths // J. Insect. Physiol. V.20. P.55-66.

Roeder K.D., Fenton M.B. (1973) Acoustic responsiveness of *Scoliopteryx libatrix* L. (Lepidoptera: Noctuidae), a moth that shares hibernacula with some insectivorous bats // Canad. J. Zool. V.51. P.681-685.

Roeder K.D., Treat A.E. (1957) Ultrasonic reception by the tympanic organ of noctuid moths // J. Exp. Zool. V.134. P.127-158.

Roeder K.D., Treat A.E. (1961a) The detection and evasion of bats by moths // Am. Sci. V.49. P.135-148.

Roeder K.D., Treat A.E. (1961b) The reception of bat cries by the tympanic organ of noctuid moths // Sensory Communication / W. Rosenblith (edit.), Cambridge, New York: MIT Press. P.545-560.

Rothschild M., Reichstein T., Euw J. von, Aplin R., Harman R.R.M. (1970) Toxic Lepidoptera // Toxicon. V.8. P.293-299.

Rydell J., Arlettaz R. (1994) Low-frequency echolocation enables the bat *Tadarida teniotis* to feed on tympanate insects // Proc. Roy. Soc. London. B. V.257. №1349. P.175-178.

Schaller F., Timm C. (1950) Das Horvermogen der Nachtschmetterlinge // Z. Vergl. Physiol. Bd.32. S.468-481.

Schiolten P., Larsen 0.N., Michelsen A. (1981) Mechanical time resolution in some insect ears // J. Comp. Physiol. V.143. P.289-295.

Schnitzler H.U., Menne D., Kober R., Heblich K. (1983) The acoustical image of fluttering insects in echolocating bats // Neuroethology and Behavioral Physiology / Eds. F. Huber, H. Markl. Berlin Heidelberg, Springer-Verlag. P.235-250.

Simmons J.A. (1980) The processing of sonar echoes by bats // Animal sonar systems / Busnel R.G., Fish J.F. (eds), Plenum Press, New York London. P.695-714.

Simmons J.A., Stein R.A. (1980) Acoustic imaging in bat sonar: Echolocation signals and the evolution of echolocation // J. Comp. Physiol. V.135. P.61-84.

Skals N., Surlykke A., Sorensen H. (1996) Sound production with an abdominal "tymbal" organ in a noctuid moth *Pseudoips fagana* // 15th Symp. Int. Bioacoust. Counc., Pavia. P.263.

Suga N. (1961) Functional organization of two tympanic neurons in noctuid moths // Jpn. J. Physiol. V.11. P.666-677.

Surlykke A. (1984) Hearing in Notodontid moths: a tympanic organ with a single auditory neurone // J. Exp. Biol. V.113. P.323-335.

Surlykke A. (1986) Moth hearing on the Faeroe Islands, an area without bats // Physiol. Entomol. V.11. P.221-225.

Surlykke A., Gogala M. (1986) Stridulation and hearing in the noctuid moth *Thecophora fovea* Tr. // J. Comp. Physiol. A. V.159. P.267-273.

Surlykke A., Larsen 0.N., Michelsen A. (1988) Temporal coding in the auditory receptor of the moth ear // J. Comp. Physiol. V.162, P.367-374.

Surlykke A., Miller L.A. (1982) Central branchings of three sensory axons from a moth ear (*Agrotis segetum*, Noctuidae) // J. Insect. Physiol. V.28. №4. P.357-364.

Surlykke A., Miller L.A. (1985) The influence of arctiid moth clicks on bat echolocation: Jamming or warning? // J. Comp. Physiol. A. V.156. P.831-843.

Swift S.M., Racey P.A. (1983) Resource partitioning in two species of vespertilionid bats (Chiroptera) occupying the same roost // J. Zool. Lond. V.200, P.249-259.

Tougaard J. (1996) Energy detection and temporal integration in the noctuid A_1 auditory receptor // J. Comp. Physiol. V.178. №5. P.669-677.

Tougaard J. (1998) Detection of short pure-tone stimuli in the noctuid ear: what are temporal integration and integration time all about? // J. Comp. Physiol. V.183. P.563-572.

Treat A.E. (1959) The metathoracic musculature of *Crymodes devastator* (Brace) (Noctuidae) with special reference to the tympanic organ / Studies in invertebrate morphology, Smithsonian Miscellaneous Collections, V.137, p.365-377.

Treat A.E. (1983) Moth hearing and bat sounds: The history of a collaboration // Neuroethology and Behavioral Physiology / eds. F. Huber and H. Markl, Berlin Heidelberg: Springer-Verlag. P.231-234.

Treat A.E., Roeder K.D. (1959) A nervous element of unknown function in the tympanic organs of moths // J. Insect. Physiol. V.3. №2. P.262-270.

Waters D.A., Jones G. (1994) Wingbeat-generated ultrasound in noctuid moths increases the discharge rate of the bat-detecting A_1 cell // Proc. Roy. Soc. Lond. B. V.258. P.41-46.

Yack J.E. (1992) A multiterminal stretch receptor, chordotonal organ, and hair plate at the winghinge of *Manduca sexta*: unravelling the mystery of the noctuid moth ear *B* cell // J. Comp. Neurol. 1992. V.324. №4. P.500-508.

Yack J.E., Fullard J.H. (1990) The mechanoreceptive origin of insect tympanal organs: A comparative study of similar nerves in tympanate and atympanate moths // J. Comp. Neurol. V.300. P.523-534.

Эхолокационная система бабочек / Д.Н. Лапшин; отв. ред. Н.А. Тамарина; М.: Наука, 2005. 206 с.
Эхолокационная система бабочек / Д.Н. Лапшин; Москва, 2006. 126 с. (*Электронная версия*)